

ECOLOGIE, BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION  
ET ETHOLOGIE DE *MESSOR EBENINUS* FOREL

Georges TOHME

Faculté des Sciences - Université libanaise

Hadat - ~~Liban~~ - Liban

# ECOLOGIE, BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET ETHOLOGIE DE *MESSOR EBENINUS* FOREL

(Hymenoptera, Formicoidea-Myrmicidae) (1)

Résumé .....	172
Summary, introduction .....	172
Chapitre I — ECOLOGIE .....	
1. Le Biotope .....	173
2. Le Préférendum thermique .....	175
3. Le Préférendum hygrométrique .....	181
Chapitre II — BIOLOGIE DE LA FEMELLE .....	184
1. Essaimage .....	184
2. Capture des Femelles et technique d'élevage .....	189
3. Etude de la Femelle non fécondée .....	190
4. Etude de la Femelle fécondée .....	193
Chapitre III — BIOLOGIE DE LA SOCIÉTÉ .....	204
1. Ponte et formation de la jeune société en élevage artificiel .....	204
2. Cycle annuel et composition de la population au cours de l'année .....	
Apparition des formes allées .....	203
3. Relations entre reine et ouvrières .....	212
Chapitre IV — ETUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTION DE CERTAINS FACTEURS DU MILIEU .....	228
1. Action de la température .....	228
2. Action de l'alimentation sur le cycle de la société et sur le polymorphisme des ouvrières .....	241
CONCLUSIONS GENERALES .....	245
BIBLIOGRAPHIE .....	249

(1) Ce mémoire constitue la partie principale d'une thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles soutenue le 15 janvier 1972, à Toulouse.

## RESUME

*Messor ebeninus* habite les terrains sablonneux de la Côte libanaise. L'activité de cette fourmi est soumise à la température. Le comportement de la reine change après la fécondation. La fondation est indépendante ; la monogynie est stricte. Le cycle du développement est observé en élevage artificiel. L'alimentation détermine le polymorphisme des ouvrières.

## ABSTRACT

Dwelling of *Messor ebeninus* is in the sandy coastal plain of the Lebanon. The activity of this ant is regularized by temperature. The behaviour of the queen changes after mating takes place. Foundation is independant ; monogynia is strict. The developmental cycle is observed during artificial breeding. Food determines undercasts of workers.

## INTRODUCTION

Dans un pays méditerranéen à climat tempéré comme le Liban, le va et vient infatigable des Fourmis moissonneuses ne manque pas d'attirer les regards des admirateurs de la nature.

Lorsqu'on parle de Fourmis, c'est à celles-ci que va généralement la pensée du paysan, car elles pillent ses semences. Les cortèges de ces Insectes chargés de graines et se dirigeant vers leurs fourmilière a dû inspirer au roi Salomon le passage des *Proverbes* : « va vers la Fourmi, paresseux ; considère ses voies et deviens sage... » (*Proverbe* VI, 6). L'écrivain arabe El Jahez (775 - 869) vante le bon sens et la prévoyance de ces Fourmis « qui font sortir du nid les graines pour les éventer et les dessécher... » (*Livre des Animaux*, tome III).

Lorsque nous nous sommes intéressés à la répartition géographique des Fourmis du Liban (Tohmé 1969 a), ce sont les *Messor* du groupe *semirufus* André qui ont retenu notre attention et plus particulièrement *Messor ebeninus*, Fourmi d'un noir luisant se cantonnant dans les terrains sablonneux du Littoral libanais. Elle est figurée, décrite et élevée par nous au rang d'espèce (Tohmé 1972).

Son essaimage ayant lieu chaque année, presque à la même date, nous facilita la capture d'un nombre suffisant de femelles. Des élevages artificiels réussis nous ont permis de suivre la fondation de nouvelles colonies. Une étude du comportement des ouvrières et de l'action des facteurs climatiques s'est imposée comme conséquence à la bonne marche de ces élevages.

La disparition accidentelle ou expérimentale des reines dans certains élevages, nous poussa à étudier la ponte des ouvrières.

Nous voyons donc que l'écologie de *M. ebeninus*, la biologie de la femelle essaimante, la ponte des ouvrières et le comportement de

celles-ci forment une suite logique et constituent les points essentiels du travail que nous avons entrepris.

## Chapitre I

### ÉCOLOGIE

#### 1. — LE BIOTOPE

Sur le Sahel libanais (Fig. 1) l'habitat de *M. ebeninus* est très localisé au trottoir étroit et sablonneux qui borde la mer à certains endroits. Nous trouvons ici la stricte liaison entre les plantes silicicoles et l'avancée de ces Fourmis qui abondent au Sud de Tyr (régions des fouilles), au Nord de Saïda et plus particulièrement dans la banlieue sud de Beyrouth : Khaldé, Aouzaï, Bîr Hassan, les quartiers Badaro et Ras el Nabeh ; enfin le Sud de Tripoli semble marquer la fin de la course vers le Nord de cette Fourmi.

La nourriture des Fourmis moissonneuses est liée aux ressources végétales du milieu qui les héberge. Le climat et la nature du sol influencent énormément le peuplement végétal. Or un courant floristique, venant par le sud du Liban, de régions plus chaudes, coïncide avec l'expansion de *M. ebeninus* sur le littoral libanais (Sahel).

#### *Origine de la flore libanaise.*

La situation géographique particulière du Liban fait porter à croire que sa flore est le résultat du contact entre la flore boréale et la flore tropicale. D'après P. Mouterde (1966) il n'en est pas ainsi : la flore libanaise est neutre malgré l'apport très réduit de l'Afrique et plus particulièrement celui du réservoir de végétaux spontanés que constitue la vallée du Nil. Pourtant le Sahel libanais offre aux plantes des pays chauds une possibilité d'extension grâce à la proximité de la mer et à une certaine aridité.

Les espèces boréales ont poussé leur avance jusqu'à la frontière syro-turque où leur majorité s'est arrêtée. Celles qui se sont hasardées plus au sud se sont définitivement découragées dans les montagnes du Liban Nord. Ainsi les variations dans la végétation sont mineures entre le nord et le sud du pays.

En somme, nous pouvons dire que deux stocks de végétations, l'un méditerranéen, l'autre continental, composent la flore libanaise, auxquels deux courants floristiques secondaires très faibles viennent ajouter de nouveaux éléments, le courant boréal venant de régions froides, et le courant tropical venant de régions chaudes.

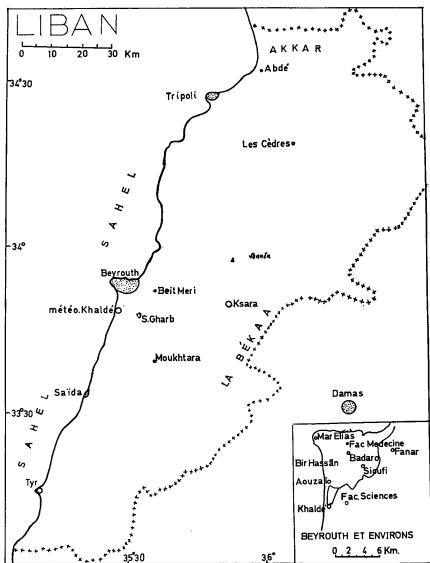


Fig. 1. — Carte simplifiée du Liban pour localiser les régions où *Messor ebeninus* a été étudiée.

La végétation méditerranéenne est largement répandue sur le littoral libanais où elle domine. Elle ressemble surtout à la végétation du sud-est européen et comprend « des plantes omni-méditerranéennes comme sur la Côte d'Azur ou aux environs d'Alger » (Mouterde 1966). Les plantes endémiques du Liban sont d'affinités méditerranéennes.

La végétation continentale est plutôt asiatique ; son origine est à rechercher en Iraq, en Iran, en Turquie et en Syrie. Elle domine surtout à l'intérieur du pays mais elle a légèrement débordé et a atteint un peu la côte se mélangeant au courant tropical qui nous intéresse plus particulièrement malgré sa faiblesse car il est suivi par *M. ebeninus* depuis l'Egypte à travers l'isthme de Suez où il se divise en deux branches : l'une remonte vers Lattaquié en Syrie, l'autre s'engouffre dans la vallée du Jourdain et arrête sa course au Djebel Druze en Syrie.

*M. ebeninus* suit la première ramification jusqu'aux portes de Tripoli sur la côte et devance la deuxième jusqu'au sud de Damas.

Pour des raisons ne dépendant pas de notre volonté, nous n'avons pu bien suivre que les *Messor* de la côte libanaise et occasionnellement en décembre 1965 celles de la vallée du Yarmouk en Transjordanie.

## 2. — LE PRÉFÉRENDUM THERMIQUE

### A — Techniques.

#### Appareil de mesure.

L'appareil que nous avons utilisé pour mesurer le thermopréférendum est basé sur le même principe que celui de Torossian (1966) lequel présente les avantages suivants :

- Chaleur produite par convection.
- Gradient des températures suffisamment étalé entre 15 °C et 40 °C

Il est constitué de deux gradients thermiques, de chaleur et de froid, placés dans le prolongement l'un de l'autre et noyés dans un bain servant de volant thermique. Les températures que nous avons utilisées s'échelonnent entre 6° et 50 °C et sont suffisamment étalées entre 15° et 30 °C. Le sable est contenu dans un bac en bois (40×140×21 cm) recouvert de zinc galvanisé et séparé en son milieu en 2 compartiments égaux.

La source de chaleur, légèrement différente de celle utilisée par Torossian, est constituée de deux résistances électriques en fer, indépendantes l'une de l'autre et de 300 Watts chacune. Elles sont placées bout à bout selon un plan incliné allant depuis l'extrémité chaude du bac vers son milieu. Chaque résistance, contrôlée par un thermostat métallique du type courant, forme un circuit indépendant. Elle plonge dans le sable et porte un voyant lumineux qui indique le passage du courant.

La source de froid que nous avons employée est constituée par un compresseur semblable à celui que l'on utilise dans les vieux réfrigérateurs. Il refoule dans un serpentin en laiton du gaz ammoniac et non de l'alcool méthylique comme chez Torossian. Le serpentin se dirige selon un plan incliné de l'extrémité froide du bac vers son milieu. Un thermostat règle la température désirée.

Les tubes destinés à servir de nids artificiels et désignés sous le nom de tube-nid, sont enterrés dans la partie supérieure du sable. Un petit réservoir d'eau fixé à chacune des deux extrémités du tube contient une mèche en coton mouillée. Cette mèche, séparée du nid par une toile métallique, est collée à un cadre en plexiglass pouvant glisser dans une fente aménagée à cet effet à chacune des extrémités du tube-nid. Le nettoyage du tube, après son utilisation, est rendu plus facile en enlevant le cadre portant le grillage. En plus ce grillage réalise une bonne aération du tube-nid. Le rôle des réservoirs est d'entretenir dans le nid une atmosphère saturée, (humidité élevée constante).

Nous avons commencé par nous servir de nids identiques à ceux décrits par Torossian, c'est-à-dire formés d'un tube en verre à section cylindrique, muni d'un orifice permettant l'introduction des Fourmis et de la nourriture. Mais ci ces nids sont convenables pour abriter les *Dolichoderus quadripunctatus*, il en est autrement pour les *Messor* car ils ont l'inconvénient de favoriser la germination des graines. En effet, l'eau des réservoirs s'évapore à l'extrémité chaude du tube et en se condensant dans ses parties les plus froides,

elle vient se ramasser le long de la piste empruntée par les Fourmis et où sont déposées leurs graines.

Ayant trouvé par la suite que plusieurs graines résistent à la germination dans une atmosphère humide à condition qu'elles ne soient pas mouillées, nous avons utilisé alors des tubes en plexiglass à section carrée ( $28 \times 28$  mm) dans lesquels l'eau de condensation reste suspendue, en forme de gouttelettes, au plafond de ces nids et ne coule pas sur leur plancher. On prend aussi la précaution d'offrir un nombre de graines inférieur à celui des individus placés dans le tube-nid car les soins dispensés par les ouvrières contribuent à éliminer les causes de la putréfaction des graines.

La forme des nids à section carrée, présente un autre avantage ; on peut les immerger dans le sable aux  $7/8$  de leur épaisseur ce qui permet une observation plus facile de leur contenu.

Sur le plafond du nid sont aménagés cinq orifices circulaires de 14 mm de diamètre et également distants. Ils servent à introduire les Fourmis et leur nourriture et sont fermés par des bouchons en caoutchouc.

Trois tubes-nids identiques, immergés en même temps dans le sable, permettent de comparer et de multiplier les observations. Une vingtaine de thermomètres plantés au niveau du plancher des nids, servent à vérifier continuellement la bonne marche du système. Ce sont des thermomètres à mercure au  $1/10$  °C et à réservoir nu.

### *Mise en marche.*

On fait démarrer les deux dispositifs de chaud et de froid en même temps. Une heure plus tard, on commence par régler le gradient thermique selon l'échelle désirée en faisant varier les divers thermostats. L'opération de réglage peut durer toute une journée.

Cet appareil présente l'inconvénient d'avoir besoin d'être réglé constamment car les thermostats ne sont pas toujours très précis, et la température de l'extrémité chaude, fixée à 50 °C par exemple, peut varier entre 50 ° et 55 °C. Toutefois les Fourmis ne sont pas très touchées par les variations de la température aux extrémités du gradient. Car là où elles se déplacent (entre 15 et 30 °C) les changements de température ne sont pas très importants. Même si ces changements l'étaient, ils auraient constitué plutôt un avantage qu'un inconvénient. Ces changements, en effet, aident à démontrer que les Fourmis, en les suivant, ne sont pas attachées à l'emplacement où elles sont fixées à un moment donné au cours de l'expérience.

Les individus qu'on désire soumettre à l'expérimentation sont prélevés avec un aspirateur. Ils sont versés dans un entonnoir s'appliquant à l'un des orifices aménagés à cet effet sur le plafond du tube-nid. Des chocs mécaniques faibles appliqués sur l'entonnoir aident au transvasement des Fourmis. Cette méthode a l'avantage de ne pas endormir les Insectes avec le gaz carbonique dont on connaît aujourd'hui l'action perturbatrice.

### *Technique d'étude.*

Les tubes-nids réalisent les meilleures conditions microclimatiques et trophiques d'élevage, à savoir : température convenable, humidité élevée et constante, aération continue et nourriture adéquate. On peut y faire vivre les Fourmis suivantes :

a — Une reine fondatrice isolée capturée après son vol nuptial et dont on peut suivre les changements éventuels du thermopréférendum au cours des différentes étapes de la fondation d'une nouvelle colonie : ponte, développement larvaire, développement nymphal et formation des ouvrières.

Il arrive que la reine fondatrice, ainsi isolée, ne parvienne pas à poursuivre normalement la fondation et présente souvent des signes de fatigue. Après avoir pondu pendant quelques jours, elle se réfugie dans les zones froides et arrête sa ponte. Ce qui fait que la suite du développement larvaire ne s'effectue plus alors selon le même rythme que celui observé dans les nids Janet. Pour cela, l'étude du préférendum thermique de la reine, au cours du développement larvaire et nymphal et jusqu'à l'apparition de la première ouvrière, est réalisée de préférence sur des reines ayant commencé déjà la fondation dans des nids artificiels à la température du Laboratoire (autour de 18 °C) et ayant aussi des larves au stade  $L_4$  (ou  $L_3$  au moins).

b — Des sociétés complètes d'âge différent, obtenues à partir d'élevages artificiels et formées d'une reine, de son couvain et de 20 à 100 ouvrières.

c — Des sociétés d'ouvrières orphelines ayant des larves provenant de la ponte d'une reine.

d — Des sociétés d'ouvrières orphelines avec ou sans couvain d'ouvrières.

*Remarques :*

Il est possible de suivre l'évolution de ces élevages au cours de plusieurs mois. La durée de l'expérience dépend de la nature et de la composition des sujets expérimentés ainsi que de leur longévité. Pour suivre les variations du préférendum thermique, qui s'effectuent en fonction des transformations subies par la société, plusieurs observations et mesures quotidiennes sont réalisées.

*B — Comportement des sujets expérimentés au cours des premières heures.*

D'une manière générale, les sujets expérimentés commencent par explorer au hasard les différentes parties du tube-nid.

Au cours des premières 48 heures, le comportement de ces sujets, variable selon la nature de leur composition, se manifeste globalement de la manière suivante :

a — *Les femelles fondatrices isolées*, avant d'entrer dans une phase de repos relatif, grimpent parfois sur les parois verticales du tube-nid ou se promènent le long de l'espace compris entre les 2 points où les thermomètres marquent 10 et 35 °C approximativement.

Les déplacements de la femelle sont rapides et fréquents dans les parties chaudes du tube-nid, tandis qu'ils sont lents et peu nombreux dans les régions froides. La zone d'indifférence thermique est généralement vite décelée et la femelle se déplace peu par la suite.

b — *Pour les sociétés âgées d'un ou deux ans*, la femelle constitue toujours un pôle d'attraction autour duquel gravitent plusieurs ouvrières. Le couvain, lorsqu'il existe, est ramassé par les ouvrières qui l'amènent à côté de la reine où il forme avec elle un même point d'attraction. Les graines à leur tour, sont ramassées en tas plus ou moins étalés, mais elles sont toujours engrangées du côté de l'extrémité chaude, par rapport à l'ensemble des ouvrières, parce que les déplacements des ouvrières vers les régions chaudes sont plus fréquents. Les graines sont soit préparées sur place dans le tas soit ramenées vers l'ensemble du groupe où elles sont imprégnées de salive avant d'être consommées par les ouvrières, la reine et les larves.

c — *Les ouvrières des colonies orphelines*, après une période d'hésitation et d'errements incoordonnés, se rassemblent autour d'un noyau d'ouvrières qui ne cessera de grandir par la suite. Généralement, nous déposons les ouvrières en plusieurs fractions de 25 à 30 individus chacune. Ces fractions sont introduites par les différents orifices aménagés dans le plafond du tube-nid. Les ouvrières échues dans les zones froides restent figées sur place quelques minutes. Certaines s'aventurent de quelques centimètres à peine vers les régions plus froides puis rebroussement chemin en fuyant lentement vers leur groupe d'origine qui émigre à son tour progressivement et entièrement vers les régions



médianes du tube. Quelques ouvrières surprises par le froid ne parviennent plus à bouger et meurent.

Les Fourmis tombées dans les parties chaudes du tube sont surexcitées et se déplacent rapidement à leur tour vers le centre. Elle reviennent assez souvent vers l'extrémité chaude avant de se calmer et de former lentement un premier *noyau central* assez étalé *attirant surtout les ouvrières* des extrémités les plus éloignées du tube.

La piste allant de ce noyau initial vers les régions chaudes est plus fréquentée que celle de la direction opposée. Par la suite, le noyau devient plus serré. Il ne cessera, tout au long de l'expérience, d'attirer les individus errants ou qui s'en détachent par moments pour aller surtout vers les graines. L'emplacement de ce noyau est sous l'influence d'une température favorisant le repos des ouvrières.

Faisons remarquer qu'un comportement pareil se manifeste dans les sociétés avec reine où le premier noyau qui se forme autour du couvain attire reine et ouvrières.

On a l'impression que la diminution de déplacements d'ouvrières, vers les régions très froides ou très chaudes du tube, est due à une élimination progressive des erreurs commises. Les graines, qui semblent être délaissées au début, sont réunies par les ouvrières qui se détachent du groupe formé.

Dans les colonies d'ouvrières orphelines ayant des larves issues de la ponte d'une reine, ces larves constituent un pôle d'attraction convoité par les ouvrières qui leur fournissent léchage et nourriture.

#### *Résultats.*

Le préférendum thermique, au moment de l'observation, est la température de la zone du tube-nid où la reine se trouve à l'état de repos.

Pour les sociétés contenant des ouvrières avec femelle ou sans femelle, le thermopréférendum est la température moyenne de la région du tube-nid où est localisée la majorité des individus expérimentés. Pour calculer cette température moyenne, on divise par 2 la somme des 2 températures relevées aux 2 extrémités de la région où s'étendent les ouvrières.

#### *C — Conclusion. Discussion.*

##### *1. Les Fourmis expérimentées ne sont pas favorisées par le séjour dans un gradient thermique.*

Normalement les femelles fondatrices commencent leur ponte 3 mois en moyenne après le vol nuptial. De même, dans une colonie d'un certain âge, la femelle s'arrête de pondre au début de décembre pour reprendre sa ponte au début de mars. Par contre, lorsque les femelles sont contraintes expérimentalement à vivre dans une température de

26 à 28 °C, elles commencent à pondre une quinzaine de jours après le vol nuptial ou après leur mise en expérimentation. Or le gradient thermique dans lequel nous faisons vivre une femelle fondatrice, par exemple, offre la possibilité à cette femelle de pondre rapidement si elle choisit des emplacements où la température est de 28 °C. Mais elle se réfugie dans les zones du gradient ayant 18 °C à peu près. Notons que cette dernière valeur de la température est légèrement supérieure à celle du milieu naturel dans lequel se claustrer normalement la femelle fondatrice (sol à 50 cm de profondeur).

Les différentes expériences que nous avons menées ont donc montré que le séjour dans un gradient thermique ne favorise pas la ponte d'une reine qui reste fidèle à son cycle naturel, que cette reine soit solitaire ou accompagnée de sa colonie.

2. *Les Fourmis soumises à l'étude du thermopréférendum échappent à l'influence de la température qui précède leur mise en expérience.*

Au début de chaque expérience, les individus expérimentés restent influencés, la plupart du temps, et pendant un certain temps par la température du milieu dans lequel ils vivaient. Mais après 2 jours à une semaine au plus tard, ils échappent complètement à cette influence. D'où l'importance, comme le souligne Torossian (1969), des expériences de longue durée.

Il en est ainsi pour les sociétés entières avec reine, ouvrières et couvain. Par exemple pour l'une de nos expériences, la société étudiée, provenant d'un élevage artificiel, a préalablement séjourné (pendant 2 mois au moins) à une température oscillant légèrement autour de 16 °C. Aussitôt mises en expérience, les ouvrières choisissent des zones où la température est supérieure à 20 °C. Nous ne voyons donc aucune accoutumance de la société aux températures préalables à la mise en marche des expériences. Ce qui confirme une fois de plus notre remarque précédente.

Ceci contredit les conclusions des études de Herter (1924 et 1925) sur *Formica rufa* pour qui les variations du thermopréférendum sont sous l'influence des températures ayant précédé la marche de l'expérience. Par contre nos résultats confirment ceux de Bontpart (1964) sur *Pheidole pallidula* et ceux de Torossian (1966) sur *Dolichoderus quadripunctatus*.

3. *Les valeurs du thermopréférendum sont indépendantes de la température externe. Elles sont constantes au cours d'une phase déterminée du cycle d'une colonie mais peuvent varier d'une phase à une autre de ce cycle.*

Il apparaît d'après l'examen de nos résultats que les variations du thermopréférendum sont parallèles aux variations de la température dans le milieu naturel. Mais les valeurs du thermopréférendum semblent

être indépendantes de la température moyenne externe puisqu'en hiver elles sont supérieures à cette température du milieu et en été elles lui sont inférieures.

Donc le thermopréférendum, constant au cours d'une phase déterminée du cycle d'une colonie, varie selon chaque phase de ce cycle. Ceci ne peut être expliqué que par un changement de l'état physiologique en relation avec le métabolisme de ces animaux qui varie considérablement selon leur état d'activité ou de repos.

Le fait que le thermopréférendum ne suit pas les variations de la température externe contredit les travaux de Bodenheimer et Schenken (1928) qui ont trouvé que le thermopréférendum varie selon les différents mois de l'année.

*4. La colonie modifie son thermopréférendum en fonction des exigences du couvain.*

Nous avons trouvé comme Torossian (1966) que les ouvrières modifient leur thermopréférendum en fonction de celui du couvain. Il passe de 18-20 °C à 24-26 °C lorsque l'expérience est réalisée après l'hibernation par exemple. En été après l'éclosion des mâles, les ouvrières accompagnent ceux-ci vers des régions plus chaudes du gradient thermique (26-28 °C). Il semble que les mâles aient un thermopréférendum plus élevé que celui des ouvrières. En effet, ne participant pas aux soins du couvain, les mâles ne sont pas contraints d'en suivre les exigences et leur thermopréférendum est plus indépendant. D'autres expériences doivent être réalisées dans ce sens.

*5. La constance du thermopréférendum est due à l'influence du couvain.*

Toutes les expériences ont donné des résultats concordants en ce qui concerne l'influence du couvain sur la constance du thermopréférendum qui se situe entre 22 et 26 °C pendant la période allant d'avril à novembre. Les variations qu'on observe sont d'amplitude faible depuis juin jusqu'à novembre que ce soit des sociétés avec ou sans reine, jeunes ou âgées.

*6. La société se ramasse dans la zone d'indifférence thermique influencée par l'effet de groupe.*

Le groupement de la majorité des ouvrières autour d'un couvain ou d'une reine ou simplement autour d'un noyau initial d'ouvrières au repos, attire continuellement les individus isolés qui vont à l'exploration du nid ou qui vont à la recherche des graines.

C'est une manifestation de l'effet de groupe comme le remarque encore Torossian (1966) en expliquant que ce noyau s'enrichit par l'attraction qu'il exerce sur tout individu errant et par sa situation dans la zone d'indifférence thermique.

## 3. — LE PRÉFÉRENDUM HYGROMÉTRIQUE

## A — Techniques de mesure.

L'hygrométrie est un facteur du milieu en rapport étroit avec la vie des Insectes et des habitants de la Côte sablonneuse du Liban où les précipitations sont très rares durant les 5 mois chauds de l'année. Ajoutons aussi que les graines qui forment la nourriture des *Messor* sont fortement influencées par ce facteur. En effet, ces Fourmis présentent une double réaction vis-à-vis des variations de l'état hygrométrique :

- Une réaction avec les graines.
- Une réaction avec le couvain.

La réaction des Fourmis avec les graines sera traitée avec l'étude de la préservation des graines de l'humidité (note à paraître).

On étudiera dans la partie suivante de ce travail le préférendum hygrométrique de la reine fondatrice et celui de la société entière.

## Appareil de mesure.

Différents types d'appareils destinés à la mesure de l'hygropréférendum ont été utilisés par divers auteurs. Une revue bibliographique importante des principaux appareils est donnée par Torossian (1966). Il en découle que 2 types sont à retenir :

— Les appareils du 1<sup>er</sup> type présentent aux Fourmis expérimentées le choix entre 2 compartiments : humide et sec. Le compartiment humide est en contact avec l'eau ; le compartiment sec est en contact avec une solution très concentrée de sels ou d'autres substances chimiques desséchantes. Les meilleurs représentants de ce type sont les appareils décrits par Gunn et Kennedy (1936) et Pertunnen (1953). Mais ces appareils, en plus du choix limité qu'ils offrent aux Insectes étudiés, favorisent la création d'un chimiotropisme dont l'interférence avec l'hygrotroupe fausse les résultats.

— Le 2<sup>e</sup> type d'appareil se base sur le principe d'offrir aux animaux d'expérience, la possibilité d'un choix multiple entre plusieurs milieux entretenant différents états hygrométriques. C'est le principe de ce dernier type qui nous intéresse le plus. Une de ses applications la plus commode est l'appareil utilisé et décrit par Torossian (1966) pour étudier l'hygropréférendum de *Dolichoderus quadripunctatus*.

## Modifications personnelles de l'appareil de Torossian :

Pour adapter l'appareil de Torossian à l'étude des Moissonneuses et faciliter les observations, nous lui avons apporté les modifications suivantes :

Le tube-nid est en plexiglass, de section carrée, il a 28 mm de côté. Son plafond porte 6 orifices munis de bouchons en caoutchouc et placés aux points suivants : 5 - 15 - 25 - 35 - 45 et 55 cm. Ces trous permettent l'introduction de la nourriture et des Fourmis.

Le tube-nid est séparé du réservoir d'eau par un grillage à double paroi. Le but de ce changement est d'empêcher nos Fourmis d'avoir un accès direct à l'eau de la mèche qui peut les attirer et fausser ainsi les résultats. En effet, dans les nids du type Janet, nous avons maintes fois observé les Moissonneuses occupées à lécher les parois des chambrettes humides.

A la place de l'enceinte thermostatique nous avons utilisé un bain-marie formé d'un bac en zinc galvanisé ayant  $100 \times 15 \times 15$  cm et contenant de l'eau. Un thermostat combiné d'un agitateur électrique règle la température du bain.

Les tubes-nids, immergés dans l'eau jusqu'à leur plafond, sont facilement observables. On peut utiliser à la fois 3 ou 4 tubes.

## B — Technique d'observation et expression des résultats.

Elles sont comparables à celles réalisées pour l'étude du thermopréférendum. Nous avons utilisé les Fourmis suivantes :

1°. Des femelles essaimantes capturées le jour du vol nuptial et mises dans les tubes-nids à l'état individuel jusqu'à l'apparition des premiers œufs.

2°. Des femelles fondatrices ayant des œufs et des larves provenant d'élevages artificiels en nids Janet.

3°. Ses sociétés jeunes âgées de quelques mois à 2 ans et provenant de nids expérimentaux.

4°. Des sociétés d'ouvrières orphelines prélevées d'une fourmilière naturelle avec ou sans couvain.

Le préférendum hygrométrique d'une reine est le point du tube-nid où cette reine stationne au moment où l'on prend les relevés. La durée de l'étape vol nuptial — apparition des œufs est de 3 mois en moyenne. Cinq à six observations étant réalisées chaque jour, le nombre total des relevés est autour du chiffre 500. Pour l'étape précédant l'apparition des ouvrières, l'expérience dure 40 à 50 jours. On commence à prendre les relevés 24 heures après la mise en marche de l'expérience.

De même pour l'étude des sociétés avec ou sans reine, avec ou sans couvain, l'hygropréférendum est la zone du tube où se trouve à l'état de repos, la majorité de la population au moment de la prise des relevés et dont le nombre dépend de la durée des étapes étudiées.

Le gradient d'humidité relative est étudié par tranches de 5 % H.R. On calcule à la fin de chaque étape d'observation, le pourcentage des relevés où la femelle a été trouvée dans chacune des tranches du gradient. On fait la même chose pour l'étude des sociétés.

Pour analyser les résultats obtenus et suivre les variations de l'hygropréférendum en fonction du temps, chaque étape est divisée en périodes de 5 jours. Pour chacune de ces périodes, l'hygropréférendum est le pourcentage le plus élevé d'H.R. dans une tranche déterminée du gradient.

### *Les expériences.*

Trois séries d'expériences ont été réalisées :

*1<sup>re</sup> série :* Reine fondatrice. 8 expériences en 2 étapes :

A — 4 depuis le vol nuptial jusqu'à la ponte.

B — 4 depuis la ponte jusqu'à l'apparition des ouvrières.

*2<sup>e</sup> série :* Jeunes sociétés entières. 16 expériences :

A — 8 sociétés âgées de quelques mois à un an (fondation de la même année).

B — 4 sociétés âgées d'une année au moins.

C — 4 sociétés âgées de deux ans au moins.

*3<sup>e</sup> série :* Ouvrières orphelines. 4 expériences.

A — 2 sans couvain.

B — 2 avec couvain.

C — *Discussion.*

Dans les expériences réalisées, les points suivants attirent l'attention :

1° — En l'absence d'œufs et de larves, la reine fondatrice solitaire présente un hygropréférendum instable variant entre les valeurs de 90 à 100 % H.R. et les valeurs de 60 à 65 % H.R. A l'approche de la ponte, l'hygropréférendum devient plus constant, se localisant entre 80 et 85 % H.R.

2° — Il semble que la femelle non fécondée présente un comportement identique et un hygropréférendum comparable à ceux de la fe-

melle fécondée au cours de la période qui suit le vol nuptial. Pour confirmer cette constatation, des expériences doivent être répétées avec des femelles vierges ailées.

3° — *Le couvain a un rôle déterminant dans le choix de l'hygropréférendum des adultes.* La reine ainsi que les ouvrières de toutes les tailles modifient leur comportement et s'adaptent aux exigences hygrométriques du couvain. L'hygropréférendum plus ou moins instable et faible de la reine fondatrice solitaire ou des ouvrières, devient plus constant et plus élevé en présence du couvain. Nous confirmons par là les constatations de Torossian (1966) sur *Dolichoderus quadripunctatus* dont l'hygropréférendum des ouvrières sans couvain est entre 35 et 50 % H.R. mais qui se transforme pour arriver à plus de 95 % H.R. en présence du couvain.

4° — *Les nymphes semblent avoir des exigences hygrométriques plus faibles (45 à 50 % H.R.) que celles des larves et des œufs.* En effet, dans la nature nous avons à maintes reprises observé dans les chambres sèches des étages supérieurs des fourmilières, un couvain formé uniquement de nymphes soignées par leurs sœurs. De même dans nos élevages artificiels, il arrive souvent que les nymphes soient transportées dans la boîte sèche rattachée au nid. Elles sont maintenues là durant des heures entières accompagnées et entourées par un grand nombre d'ouvrières. Donc la nature du couvain est à prendre en considération dans l'étude de ses exigences.

L'emplacement des nymphes dans le gradient hygrométrique entraîne le déplacement des ouvrières et parfois de la reine aussi. C'est une preuve supplémentaire de l'influence du couvain sur les modifications de l'hygropréférendum des ouvrières.

5° — Par ailleurs, nous ne pouvons pas considérer l'hygrométrie qui assure un développement optimal du couvain, comme étant l'hygropréférendum des ouvrières et les confondre ensemble. Mais nous devons faire ressortir le pouvoir d'adaptation des ouvrières et de la reine qui « se plient » au cours de la période d'évolution du couvain, aux exigences des différentes catégories de celui-ci. De toute façon dans les sociétés de *M. ebeninus* il y a continuellement un couvain plus ou moins abondant que ce soit en hiver (larves hivernantes) ou au cours des autres saisons. C'est pour cela que les « pressions » exercées par le couvain sur les nourrices sont presque continues. Mais les ouvrières doivent sans doute se remplacer mutuellement. On peut se demander si ce besoin de se relayer ne serait pas à la base des déplacements fréquents des ouvrières à l'intérieur du nid.

6° — En conséquence, dans la nature l'habitat de *M. ebeninus* couvre des régions à atmosphère continuellement humide et supérieure à 65 % H.R. Durant les mois sans précipitations, la reine, son couvain et une grande partie des ouvrières se réfugient dans les parties les plus profondes du sol, proches de la nappe phréatique. Ils échappent

par là aux grandes chaleurs et recherchent surtout une humidité relative plus élevée.

7° — Nos résultats ont une valeur statistique. Les conditions expérimentales étant partout les mêmes, la comparaison des H.R. mesurées au cours des différentes étapes de la fondation donne des résultats très valables.

L'étude des préférences thermique et hygrométrique chez *M. ebeninus* nous a permis de mettre en relief, le grand pouvoir d'adaptation des adultes aux exigences des œufs, des larves et des nymphes.

En même temps, comme Grassé (1956) l'a bien montré, « la mise en place des organismes dans les zones correspondant à leurs préférences a pour conséquence d'une façon très générale de satisfaire à leurs besoins physiologiques aussi impérieux que précis ». L'auteur donne l'exemple des Termites dont « la montée ou la descente dans le sol s'effectue en fonction du thermopréférence et de l'hygro-préférence ».

En tenant compte des exigences du couvain et des besoins physiologiques de la reine, nous allons voir dans les chapitres suivants comment réaliser l'étude de la ponte et du développement de la jeune société et quelle serait l'influence de certains facteurs climatiques sur son cycle annuel.

## Chapitre II

### BIOLOGIE DE LA FEMELLE

#### 1 — ESSAIMAGE

L'essaimage ou vol nuptial de plusieurs espèces de *Messor* se passe à Beyrouth à des dates différentes. Sept ans d'observation (1956-1971) ont montré que l'essaimage a lieu pour *M. structor rufitarsis* var. *orientalis* EM. à la fin de mars et au début d'avril; pour *M. semi-rufus* AN. (s. str.) après les premières pluies d'octobre-novembre; pour *M. ebeninus* à la fin de novembre et au début de décembre.

Voici à titre d'exemple, pour *M. ebeninus*, les dates où un essaimage a été observé à la station Badaro de Beyrouth :

27 novembre 1965, 30 novembre, 9, 13 et 14 décembre 1966, 2 et 9 décembre 1967, 29 novembre, 1<sup>er</sup> décembre 1968, 29 novembre 1969, 30 novembre, 1<sup>er</sup> décembre 1970, 28 novembre 1971.

A la station Mar Elias (Beyrouth), un essaimage particulièrement tardif a eu lieu le 22 décembre 1970. Par contre, à Tyr, un autre assez précoce a été observé le 8 novembre 1970.

*A — Description d'un vol nuptial.*

L'essaimage n'a pas été étudié en élevage artificiel ; par contre plusieurs vols nuptiaux ont été observés partiellement dans la nature. Un seul a été minutieusement suivi dès son début jusqu'au moment où les femelles fécondées se retirèrent dans leur logette. Ce fut dans la région des fouilles de Tyr le 8 novembre 1970.

La journée s'annonce belle et ensoleillée en dépit d'une courte averse au petit jour (0,6 à 1 mm). La température de l'air ambiant à 10 h 30 est égale à 19°5.

L'observation débute à 9 h 45 avec une foule grouillante d'ouvrières et de sexués qui envahit la sortie d'une fourmilière et s'écoule comme une tache noire sur la surface nue qui l'entoure.

Les ouvrières saisissent et tiraillent les ailés. Les mâles commencent les premiers à s'élancer en masse dans l'air vers 10 h 25. On a l'impression qu'ils se bousculent. A 10 h 32 presque tous ont déjà pris le vol et on les voit former une petite nuée assez étalée à 10 mètres approximativement du sol.

Quelques femelles suivent timidement les mâles vers 10 h 27. A 10 h 55 il y a encore une vingtaine de femelles ailées qui rôdent hésitantes sur l'aire du nid. On peut estimer à 6 ou 7 le nombre des femelles qui s'envolent par minute.

L'atterrissage des sexués accouplés s'effectue autour du nid sur une surface dont le rayon s'étend jusqu'à 35 mètres. C'est une chute libre semblable à celle d'une petite olive se détachant d'une branche et heurtant le sol. Le mâle se plaçant sur le dos ou le côté de la femelle s'agrippe à son thorax et l'empêche d'utiliser ses ailes ; les conjoints sont entraînés par leur poids.

*a — Accouplement d'une femelle avec un seul mâle.*

Généralement un seul mâle et une femelle tombent accouplés ensemble sur le sol. Après un léger moment d'étourdissement (5 à 20 secondes), le couple reprend son activité, le mâle copule avec la femelle puis reprend son vol.

La femelle semble collaborer et ne bouge pas au cours de la copulation qui dure une quinzaine de secondes. La copulation achevée, 2 cas se présentent : 1° - La femelle marche, s'arrête, reprend sa marche tout en effectuant plusieurs mouvements de son thorax qui conduisent à la débarrasser de ses ailes. On la voit les ramener vers l'avant jusqu'à ce que la ligne de rupture cède à sa base ; 2° - La femelle s'envole à son tour (26 cas observés d'envol après accouplement, sur 135 femelles capturées au total).

*Etude des femelles qui s'envolent après accouplement.*

Nous avons réussi à prendre au vol 12 femelles ayant déjà copulé avec un mâle. Cette opération, facilitée par l'envol lourd des femelles,



est réalisée avec la main dès que les femelles quittent le sol. Huit d'entre elles ont perdu leurs ailes aussitôt mises en élevage artificiel, une les garde jusqu'en décembre, les autres les perdent un à deux jours après.

Le lendemain nous avons disséqué trois femelles (1 ailée et 2 désailées). Nous avons pu constater alors l'absence de spermatozoïdes dans leur spermathèque.

Les femelles gardées vivantes pondent respectivement le 18 mars, le 3, le 5 et le 17 avril 1971 ; elles ont, à la fin d'avril, une masse importante d'œufs allant de 32 à 50 par femelle mais qui n'ont jamais évolué par la suite. Deux ont pondu le 5 avril et ont négligé leurs œufs ne les groupant pas entre leurs mandibules. Trois n'ont pas pondu.

On peut donc conclure en disant :

1 — L'autotomie alaire est une conséquence du vol nuptial qu'il y ait fécondation ou non.

2 — La femelle peut prendre le vol plus d'une fois si son accouplement avec le mâle ne réussit pas à lui procurer la réserve nécessaire de spermatozoïdes.

3 — Lorsque ces femelles non fécondées pondent, leurs œufs avortent.

*b — Accouplement avec plus d'un mâle.*

Dans 48 cas d'atterrissages sur 135, les femelles portaient deux (41 cas) ou même trois mâles (7 cas). L'un d'eux la tient du côté dorsal dans une position d'accouplement, le ou les 2 autres sont suspendus latéralement ou au-dessous de son thorax ou de son abdomen. Lorsque le premier mâle termine la copulation, le deuxième le remplace puis le troisième (un seul cas sur 7).

Il arrive parfois que pendant la copulation avec un mâle, l'autre mâle s'envole sans copuler.

*Remarques importantes :*

1 — Chez toutes les femelles accouplées à plus d'un mâle, la chute des ailes s'observe aussitôt l'acte de la fécondation achevé. Ceci confirme donc ce que nous avons déjà vu plus haut : la femelle ne repart plus à la recherche d'un mâle, si elle reçoit une charge suffisante de spermatozoïdes.

2 — Des femelles désailées se sont montrées vierges par la suite.

3 — Des femelles ailées (complètement ou partiellement) ont pondu comme les autres et leur ponte évolua en ouvrières (elles se défirent de leurs ailes quelques semaines plus tard).

*c — Fin du vol nuptial.*

A 11 h 20, avec la collaboration de 6 personnes, nous avons déjà ramassé les 135 femelles mentionnées plus haut. Plusieurs nous ont

sans doute échappé. A la sortie du nid il n'y avait plus alors que des ouvrières qui s'apprêtaient à rentrer dans leur fourmilière.

Remarques :

30 ou 35 mètres autour de cette fourmilière, on n'observe pas d'autres nids de *M. ebeninus*.

Vu le grand nombre de reines capturées, nous avons été obligé de transporter dans une même boîte plusieurs d'entre elles et, à notre grande satisfaction, elles ne se sont pas donné de coups de mandibules comme nous avons l'habitude de le constater lors de nos captures précédentes sur le terrain vague de la station Badaro à Beyrouth où plusieurs fourmillières synchronisent leur parade nuptiale qui s'effectue au même moment favorisant le mélange de sexués de provenance différente et dont les femelles s'entretenant souvent aussitôt capturées et mises ensemble.

d — Observations supplémentaires.

D'autres renseignements sur les modalités du vol nuptial chez *M. ebeninus* sont fournis par des observations fragmentaires réalisées à l'occasion d'autres essaimages :

1 — Le vol nuptial a généralement lieu le même jour pour les fourmillières occupant le même biotope. Il débute entre 9 et 10 h 30 du matin et se termine avant midi. Il dure entre 30 et 50 minutes.

Aussitôt débarrassées de leurs ailes, les femelles recherchent une logette et s'y abritent. Celles qui n'en trouvent pas errent sans succès des heures durant. A des dates différentes, nous en avons capturé ainsi une dizaine entre midi et 15 h 30.

2 — Le vol nuptial a lieu par une matinée ensoleillée et calme, au lendemain de journées pluvieuses. Si le ciel se couvre ou que la pluie reprend juste au début du vol — comme ce fut surtout le cas en 1966, 1967 et 1970 (pour la station Bir Hassan à Beyrouth) — l'essaimage est inachevé : on dirait qu'il est « reporté » à une date meilleure. C'est pour cela qu'on observe parfois pour la même colonie trois à quatre essaimages par saison se complétant et s'échelonnant sur une ou deux semaines.

3 — L'autotomie alaire suit immédiatement l'atterrissage dans 97 à 98 % des cas observés. La femelle désalée recherche à établir son futur nid sur le sol humide : c'est soit une fissure qu'elle élargit en creusant une galerie de 20 à 30 cm de profondeur et où elle se dépêche de s'enfermer ; ou bien c'est une pierre généralement plate sous laquelle elle établit, dans l'espace d'une vingtaine de minutes, une loge étroite qu'elle construit autour d'elle avec des boulettes de terre. Elle s'immure de cette façon en ayant pour plafond la pierre. C'est avant qu'elle ne se dérobe à nos yeux que nous la récoltons pour l'étude en élevage artificiel.

4 — Quelle distance parcourt la femelle avant de trouver un abri ? Généralement la reine essaimante ne va pas loin de l'endroit où elle atterrit (deux à trois mètres). Mais il nous est arrivé une fois d'observer une femelle tombée sur une route asphaltée qu'elle suivit sur une distance de 12 mètres avant de s'engouffrer dans une crevasse.

5 — Plusieurs sexués périssent avant ou après l'accouplement en tombant dans une flaque d'eau où leurs ailes s'embourbent et ne parviennent pas à les dégager. Les femelles allant à la recherche d'une loge et surtout les mâles qui jonchent le sol, leur vol accompli, sont chassés par leur voisin et ennemie *Cataglyphis bicolor* qui les entraîne entre ses pattes vers sa fourmilière.

En conclusion :

Lors d'un essaimage, les mâles s'envolent les premiers et forment un essaim, les femelles les suivent à la cadence de 6 à 7 par minute, puis retombent sur le sol entraînées chacune par un, deux ou trois

partenaires. La copulation se produit à terre. Lorsqu'il y a plus d'un mâle accompagnant une femelle, ils s'accouplent successivement avec celle-ci qui se défait dans 98 % des cas de ses ailes aussitôt le dernier mâle envolé.

On a vu à plusieurs reprises la femelle reprendre le vol après son accouplement avec un seul mâle. Il en est ainsi chaque fois que sa spermathèque est vide.

Le mâle peut s'envoler plus d'une fois.

#### *B — Conditions climatiques précédant l'essaimage.*

Dans le but d'établir une relation entre les conditions climatiques et l'essaimage, voici un tableau (tableau I) montrant la valeur de la pluviométrie, les températures minima et maxima et le rayonnement du jour qui précède la date de quelques essaimages importants.

*Tableau I*

1	2	3	4	5	6	7	8
27-11-65	10,1	12,6	10	18,0	19,0	28,2	197,4
30-11-66	8,5	15	15	26	23	181,4	182,5
9-12-66	12	15,5	13,8	20,3	20,9	63,7	201,9
14-12-66	22,9	13,5	14	21	22	124,2	227,8
2-12-67	1,8	10,5	16,5	21	20,5	265,6	275,4
9-12-67	16,2	15,5	15,5	19	19	135	221,4
29-11-68	45	12,5	13	17,5	16	42,1	246,2
1-12-68	48,2	12,5	11,5	20	20,5	226	243
30-11-69	31,1	15,8	14,0	20,7	19,7	141,4	226,8
1-12-70	16	14,6	14,4	20,6	20,4	227,8	300,2
18-11-71	23,8	14	12	17	20	66,9	216,9
Moyennes	21,3	13,8	13,5	20,1	20,1	136,5	230,8

#### *Légende :*

Colonne 1 : date de l'essaimage de *M. ebeninus* à la station de Badaro (Beyrouth).

Colonne 2 : pluviométrie en mm des 48 heures précédant l'essaimage.

Colonne 3 : minimum des 24 heures qui précèdent le jour de l'essaimage.

Colonne 4 : minimum du jour de l'essaimage.

Colonne 5 : maximum des 24 heures qui précèdent le jour de l'essaimage.

Colonne 6 : maximum du jour de l'essaimage.

Colonne 7 : radiation exprimée en calorie-gramme/cm<sup>2</sup> du jour qui précède l'essaimage (moyenne journalière prise toutes les 3 heures).

Colonne 8 : radiation du jour de l'essaimage.

#### *Remarques :* concernant les données tableau I.

1 — Si la pluie reprend le jour de l'essaimage, le vol nuptial est perturbé et plusieurs essaimages s'observent alors la même année (voir plus haut). Dans le cas contraire il y a un seul vol nuptial (1965 et 1969).

2 — En novembre 1967, les précipitations ont duré 7 jours, depuis le 20, avec 43 mm jusqu'à 26 novembre. La température a accusé un abaissement durant la même période

atteignant le 24 novembre, par exemple, les valeurs extrêmes de 13 et de 9°. Les températures des jours qui suivirent sont restées relativement basses, surtout le matin, jusqu'au jour de l'essaimage où une augmentation de 6° est notée.

3 — Les valeurs des températures sont celles de l'air ambiant.

3 — Les essaimages du 30-11-66, du 2-12-67 et du 1-12-68 ne sont pas très importants. Quelques femelles seulement ont pris le vol.

### Résultats et conclusions :

1 — L'essaimage est précédé par des précipitations relativement importantes en intensité (valeurs supérieures à 8 mm) ou en durée (une semaine de pluie faible mais continue).

2 — Les températures de l'air de différentes dates d'essaimage, nous donnent une idée comparative. Les moyennes des minima (13°8) et des maxima (20°1) à la veille du jour de l'essaimage ne sont pas beaucoup différentes de celles des minima (13°5) et des maxima (20°1) de ce jour. Nous pouvons conclure en disant que le vol nuptial de *M. ebeninus* s'effectue dans des conditions thermiques allant de 13°5 à 20° en moyenne.

3 — L'insolation semble jouer le rôle principal dans la détermination de la date et de l'heure de l'essaimage. En effet, nous avons vu que celui-ci s'observe le matin d'une journée ensoleillée. Or l'examen du tableau I montre une augmentation sensible de la radiation au jour de l'essaimage par rapport à celle de la veille. La différence des moyennes est encore plus élevée si nous écartons les valeurs des 3 dates où l'essaimage était peu important (le 30-11-66, le 2-12-67 et le 1-12-68). Chauvin (1947) relie le phénomène de l'essaimage chez *Leptothorax nylanderi* à une influence de la lumière atténuée du crépuscule.

D'une façon générale, nous pouvons dire qu'un changement notable du temps marque la période d'essaimage.

## 2. — CAPTURE DES FEMELLES ET ÉLEVAGE ARTIFICIEL

La connaissance de la date approximative de l'essaimage et l'observation de conditions climatiques favorables au vol nuptial, nous ont permis de prévoir, surtout à partir de l'automne de 1966, les journées où l'on peut espérer capturer un plus grand nombre de femelles fondatrices après le vol nuptial.

Dans ce but nous avons utilisé une cinquantaine de pièces rectangulaires en carton ondulé, ayant à peu près 40 × 30 cm. Vers le début de novembre ces cartons sont plaqués contre des surfaces plates aménagées dans un terrain vague, dense en fourmilières, et placées à différents endroits tout autour des nids. Les pluies qui précèdent l'essaimage contribuent à bien fixer ces cartons en les aplatissant contre le sol. Ainsi à la suite du vol nuptial, nous avons pu récolter un certain nombre de femelles désailées qui s'étaient abritées sous les pièces de carton.

Les femelles essaimantes sont facilement élevées dans des nids artificiels de type Janet reliés à des champs trophiques secs. Aucune nourriture fournie n'ayant été touchée dans les élevages de 1965 et 1966, nous avons jugé inutile de présenter, les années suivantes, des aliments avant la nymphose.

### 3. — ÉTUDE DE LA FEMELLE NON FÉCONDÉE

Avant d'étudier le comportement et la biologie de la femelle fécondée, nous avons pensé qu'il serait intéressant de réaliser une comparaison avec la femelle vierge pour voir si la fécondation modifie le comportement et la biologie des femelles. Pour cela, on va envisager le cas de la femelle solitaire et celui des femelles groupées.

#### A — Biologie et comportement de la femelle non fécondée solitaire.

En partant du fait que les femelles fécondées sont capables de fonder des colonies, nous nous sommes demandés quelles seraient les possibilités d'une femelle non fécondée dans la ponte et dans l'évolution des œufs. Des observations et des expériences exécutées dans ce but nous ont donné les résultats suivants :

— Dix-sept femelles désailées solitaires de *Messor* du groupe *semirufus*, capturées après différents vols nuptiaux de l'automne 1966, de l'automne 1967 et de l'automne 1968, ont émis des œufs. *Jamais ces œufs n'ont évolué en larves.* Après la mort de ces femelles, la dissection a montré une spermathèque vide. Donc ces femelles, quoique désailées, n'étaient pas fécondées.

— Vingt femelles ailées capturées et mises en élevage individuel avant les essaimages de l'automne 1966 et de l'automne 1969 ont pondu au premier printemps suivant leur capture. *Les œufs n'ont jamais évolué en larves.*

Des expériences similaires faites avec *M. semirufus intermedius* et *M. semirufus* (s. str.) ont donné des résultats semblables.

— D'autres expériences exécutées en 1970 nous donnent de nouveau des résultats similaires : le 8-11-70, 32 femelles ailées capturées à Tyr, avant le vol nuptial, sont mises en élevage individuel. La ponte commence après 152 jours de captivité en moyenne. Les extrêmes sont 138 jours et 167 jours, les œufs n'ont pas évolué en larves. Six femelles sont mortes entre le 5 et le 30 mai 71, 9 entre le 20 juin et le 20 juillet 71, 17 entre le 5 et le 17 août 71.

#### *Comparaison avec les femelles fécondées.*

La comparaison des résultats donnés par 15 élevages de reines fécondées et 15 élevages de femelles non fécondées, permet de tirer 3 conclusions :

1 — Les femelles non fécondées commencent leur ponte, un mois au moins plus tard que les femelles fécondées.

2 — Le nombre maximum d'œufs émis par les femelles vierges est supérieur au double de celui des œufs émis par les femelles fécondées.

3 — Toutes les femelles non fécondées meurent avant la fin de l'été qui suit leur mise en élevage ; tandis que les autres vivent plusieurs années comme on le verra plus loin.

La conclusion principale reste cependant *le non développement des œufs en larves*. Il est intéressant de savoir si ce non développement est dû à la nature des œufs ou au comportement de leur mère.

Pour mieux résoudre ce problème étudions le cas des femelles non fécondées groupées.

*B — Comportement des femelles vierges groupées.*

A la fin de Novembre 1969, nous avons prélevé d'une fourmilière naturelle de *M. ebeninus* et avant le vol nuptial, 95 femelles ailées. Vingt-cinq groupes de 2 (Lot A) et 15 groupes de 3 femelles (Lot B) sont formés.

Huit groupes du lot A ont contenu des larves, pendant 1 à 3 jours, mais ces larves furent dévorées rapidement. Les autres groupes du lot A n'ont donné que des œufs ou sont morts sans rien donner.

Douze groupe du lot B ont obtenu des larves de mâles dévorées par la suite. Les 3 autres ont émis uniquement des œufs.

Tous les groupes A et B sont morts entre juillet et septembre sans que les larves n'évoluent en nymphes et en adultes.

Dans aucun cas il n'y a eu querelles entre les partenaires qui se sont tolérées même en présence des larves.

Le nombre des œufs de chaque groupement est très élevé (maximum entre 120 et 178 œufs pour les lots B et 64 et 162 pour les lots A). La masse des œufs, entourée par les femelles, est léchée continuellement. La forme des œufs et leur étude biométrique sont identiques à celles des femelles fécondées.

Si nous divisons la somme des maxima des œufs obtenus dans tous les élevages groupés (lots A et B) par le total des femelles ayant pondu (87) nous trouvons la moyenne du nombre maximum des œufs pondus par chaque femelle (en supposant que toutes les femelles groupées participent à la ponte). Cette moyenne (53 œufs) est plus élevée que celle des femelles solitaires.

Si nous divisons la somme des maxima des œufs obtenus dans tous les élevages groupés (lots A et B) par le total des femelles ayant pondu (87) nous trouvons la moyenne du nombre maximum des œufs pondus par chaque femelle, en supposant que toutes les femelles groupées participent à la ponte). Cette moyenne (53 œufs) est plus élevée que celle des femelles solitaires.

Chez les femelles groupées comme chez les femelles solitaires nous trouvons les mêmes résultats. Mais en plus chez les femelles groupées non fécondées, l'éclosion des larves est en retard par rapport à la moyenne observée chez les femelles fécondées solitaires. Dans les élevages obtenus à partir de femelles fécondées, l'éclosion des larves a lieu en avril, tandis qu'elle est en fin mai - début juin chez les femelles non fécondées.

*Les femelles non fécondées et la nourriture :*

*Les femelles non fécondées solitaires et groupées préparent la nourriture à l'instar des ouvrières.* Des grains de millet, de sorgho ou de pourpier mis à leur disposition dès le début des expériences et renouvelés de temps à autre, sont léchés, imprégnés de salive et absorbés comme l'a décrit Delage (1967) pour les ouvrières de *M. capitatus*.

*Conclusions. Discussions.*

*a — Les femelles non fécondées groupées par 2 ou 3 individus sont plus fécondes que les femelles solitaires.* Donc la reproduction des femelles vierges de *M. ebeninus* paraît être favorisée par le groupement. Ces effets du groupement confirment les constatations de Plateaux (1970) sur les femelles vierges groupées de *Leptothorax nylanderi*.

*b — Egalement comme chez L. nylanderi on constate chez les femelles vierges de M. ebeninus un retard dans la ponte.* Comme conséquence il s'ensuit un retard dans l'apparition des larves.

*c — Le nombre élevé d'œufs chez les femelles non fécondées comparativement au nombre nettement inférieur des œufs émis par les femelles fécondées s'explique par le fait que dans les élevages avec reine fécondée il y a des larves qui dévorent les œufs et contribuent ainsi à réduire leur nombre.* En plus du fait que les femelles vierges préparent la nourriture, elles doivent consommer moins d'œufs que leurs sœurs fécondées qui pratiquent normalement l'oophagie pour survivre comme on le verra dans la suite de ce chapitre.

*d — Il nous reste à résoudre le problème du non développement des œufs, posé à la suite de l'étude des femelles vierges solitaires.* Nous pensons que si dans les groupes de 2 ou 3 femelles vierges, quelques œufs évoluent en larves, on peut alors dire que la nature de ces œufs leur permet de se développer et la femelle vierge solitaire ne procure pas à ses œufs les soins nécessaires qui leur assurent de continuer leur développement.

Nous aurions dû répéter nos expériences avec des groupes plus nombreux pour voir si les larves n'évoluent pas en adultes, mais nous avons échoué en essayant de faire survivre 3 groupes de 5, de 6 et de 7 femelles vierges, mortes après un mois de captivité.

e — Une dernière question reste à éclaircir : Pourquoi les femelles vierges ne survivent pas après la fin de l'été ? Nous pensons que préparer la nourriture et pondre sont deux activités qui épuisent les femelles vivant en solitaire ou par petit groupe. D'ailleurs, par ce caractère comme par tant d'autres, *les femelles vierges ressemblent aux ouvrières*. En effet à maintes reprises nous avons constaté que des groupes de 2 à 4 ouvrières ne vivent pas longtemps (une année au maximum).

Donc les femelles vierges comme les ouvrières : a) préparent la nourriture ; b) pondent abondamment des œufs ayant la possibilité d'évoluer en mâles ; c) se tolèrent après la ponte et ne se battent pas. Ces caractères les éloignent des femelles fécondées que nous verrons dans les pages suivantes.

#### 4. — ETUDE DE LA FEMELLE FÉCONDÉE

Chez les Fourmis, le comportement des femelles change beaucoup après la fécondation. Au cours de nos recherches sur la fondation des colonies de *Messor*, nous avons eu maintes fois l'occasion d'observer le comportement de la reine avant l'éclosion des premières ouvrières et celui qu'elle a en leur présence.

Ce comportement particulier apparaît tout différent dans les relations de la jeune fondatrice avec la nourriture, les autres femelles, les ouvrières et le couvain.

Afin de préciser le type de fondation de *Messor ebeninus*, nous commencerons par l'étude de la claustration, ensuite par celle de la monogynie.

##### A — La claustration.

La femelle des *Messor*, aussitôt fécondée, cherche une cachette sous une pierre ou dans une crevasse qu'elle élargit. Elle doit poursuivre rapidement l'excavation de son refuge et aller assez profondément dans le sol car nous sommes parvenus seulement deux fois au cours de nos investigations sur le terrain à pouvoir capturer à une profondeur de quelques centimètres des femelles fondatrices au lendemain de l'essaimage, malgré les mètres cubes de terre que nous avons pu remuer dans ce but.

La première fois était le 14 Octobre 1965 à Beit Méry (Mont-Liban à 750 m d'altitude) où une fondatrice de *M. semirufus* est capturée à 20 cm sous terre. La veille il y avait essaimage dans ce biotope. Un déblai de terre fraîche au bord de la route attira notre attention et nous incita à creuser.



La deuxième fois ce fut à Sannine (1.920 m), le 22 Novembre 1966, où une femelle de *M. meridionalis* est trouvée abritée sous une pierre derrière une cloison en terre en forme de croissant.

A part les 2 cas cités, nous n'avons jamais pu trouver des femelles fondatrices sans ouvrières, c'est-à-dire en dehors des jours de l'essai mage. Nous pensons, qu'une fois sa cachette trouvée, la femelle doit aller assez profondément dans le sol et ne plus en sortir.

Dans les élevages artificiels, les femelles déposées après leur capture dans différentes sortes de nids expérimentaux, commencent par les explorer en passant dans tous les coins puis finissent généralement par élire domicile dans une logette humide du nid, qu'elle quitte rarement si elle n'y est pas forcée à la suite d'un choc mécanique ou d'une autre perturbation venant de l'expérimentateur.

Si l'on place dans un nid Janet relié à une boîte sèche un peu de terre provenant de l'endroit où la femelle est capturée, celle-ci utilise les boulettes de terre pour boucher le tube reliant la boîte humide à la boîte sèche. Parfois la femelle se cloître dans une chambre derrière un petit tas de terre qui ferme le petit couloir joignant une logette à une autre.

En mettant à la disposition d'une femelle enfermée dans une grande boîte un peu de terre humide et des tubes cylindriques en matière plastique ayant 3 cm de hauteur et 14 mm de diamètre de base, la femelle pénètre dans l'un de ces tubes qu'elle bouche avec la terre et n'en sort que si l'atmosphère qui y règne devient très sèche. Le tube peut rester ainsi fermé jusqu'à l'apparition de la première ouvrière à condition de prendre soin d'humecter régulièrement le bouchon terreux du tube avec quelques gouttes d'eau.

Dans les nids du type papier enroulé, la reine construit, avec les boulettes de terre mises à sa disposition, une cache en forme de croissant derrière laquelle elle se réfugie en ayant le papier comme plancher et plafond.

Nous pensons que se cloîtrer ainsi est un comportement qui tend à défendre la fondatrice contre l'invasion de plusieurs ennemis étrangers entre autres les Acariens et les autres Fourmis tel que : *Cataglyphis*, *Camponotus*, *Paratrechina longicornis*, *Messor*, etc.

Nous déduisons de ce que nous venons de voir que la femelle fondatrice de *Messor ebeninus* pratique une fondation complètement indépendante en s'isolant dans son terrier qu'elle ne quitte que sous l'effet d'une sécheresse inaccoutumée. La survie de la femelle est due au métabolisme des muscles alaires qui constituent une réserve énergétique après la perte des ailes (Janet, 1906, 1907).

#### B — La monogynie.

Toutes les fourmilières, de *Messor* du groupe *semirufus* déterrées par nos soins, contiennent une seule reine.

Nous avons réalisé une série d'expériences dans le but d'étudier le degré de la monogynie dans l'espèce *M. ebeninus*.

Divers auteurs entre autres C. Baroni-Urbani et J. Soulié (1962) ont déjà signalé pour d'autres Fourmis, tel que *Cremastogaster scutellaris*, l'élimination par les ouvrières de toute reine surnuméraire à la fondatrice. Par ailleurs, C. Baroni-Urbani (1968 a) donne une revue des travaux se rapportant à l'étude de la monogynie dans différentes sociétés de Fourmis.

Ayant été à court de flacons servant à collecter les femelles lors d'un essaimage au cours de l'automne de 1968, nous avons mis ensemble plusieurs femelles provenant probablement de différentes sociétés d'origine. Moins de 2 heures après, on s'est rendu compte, en arrivant au Laboratoire, que plusieurs femelles étaient mutilées ou même déjà tuées (un cas sur 18). Cette forte agressivité entre des femelles provenant de fourmilières différentes est semblable à l'agressivité qui existe entre ouvrières étrangères et dont la cause peut être imputée à une question d'odeur « coloniale » différente (Soulié, 1960 et Wilson, 1963, 1965). Nous nous sommes alors demandé si des femelles sœurs provenant d'un même nid) se comportent d'une façon semblable. Le même problème se présenta à nous le 8 Novembre 1970, lorsqu'à la suite d'un essaimage à Tyr, nous avons dû, faute de flacons vides, mettre une vingtaine de femelles ensemble. Nous fûmes agréablement étonnés de constater, six heures plus tard au laboratoire, que les 20 individus présentaient une tolérance réciproque, ce qui nous incita à étudier expérimentalement la monogynie.

L'automne 1970 nous a permis de réaliser une suite d'expériences dans ce but, grâce à des récoltes très fructueuses de femelles désailées, faites dans plusieurs biotopes de la côte libanaise. Nous avons fait très attention, chaque fois, de grouper ensemble des femelles provenant d'un même nid.

Les groupements suivants sont élevés dans des nids Janet où leur comportement est étudié avant et après la ponte :

10 groupes de 2 femelles ; 4 groupes de 3 femelles ; un groupe de 6 femelles dont 5 ailées et 1 désailée ; un groupe de 15 femelles.

Toutes les femelles désailées sont ramassées après l'autotomie alaire.

Cherchant à voir si les femelles sœurs sont capables de fonder ensemble une société, nos expériences aboutirent aux résultats illustrés dans les tableaux II et III.

La colonne n° 1 : indique les numéros des élevages. Ceux portant les numéros 70.20 à 70.44 proviennent de l'essaimage de Tyr (8 novembre 1970). Ceux portant les numéros 70.150 et 70.152 proviennent de Boura (Station Badaro : 1<sup>er</sup> décembre 1970). Le n° 70.12 provient de la Station Mar Elias (Beyrouth : 22-12-1970).

La colonne n° 2 : indique la date de la 1<sup>re</sup> ponte et l'évolution chronologique du couvain jusqu'à l'apparition des premières ouvrières, s'il y en a.

La colonne n° 3 : indique la date de l'observation de la 1<sup>re</sup> manifestation d'hostilité et la nature de cette dernière (amputation, fuite querelles, évitement, etc.). Nous appelle-

Tableau II

Résultats fournis par les élevages expérimentaux digyniques

1	2	3	4
70.20	1-3-71 : 13 œufs 18-3 : 30 œufs 22-4 : 16 w + 15 L. 24-4 : 10 w + 21 L. 30-4 : couvain + N. 15-5 : 1 ouvrière	1-3 : Querelles et coups de mandibules 18-3 : Femelle amputée d'une patte 27-4 : L'amputé est chassée elle se réfugie dans le tube à grains.	29-4 : mort de l'amputée.
70.31	5-4-71 : 7 œufs 22-4 : 15 œufs 14-6 : 1 ouvrière	6-4 et jours suivants : Pas de trace de querelle sur le corps des reines mais les œufs sont éparpillés.	22-4 : mort de la 1 <sup>re</sup>
70.32	10-3-71 : 7 w 27-5 : 1 ouvrière	11-3 et jours suivants : Pas de trace de querelle. Les 2 femelles s'évitent.	25-3 : mort de la 1 <sup>re</sup>
70.33	18-3-71 : 8 w 22-4 : 15 w	19-3 et jours suivants : Pas de trace de querelle.	30-3 : mort de la 1 <sup>re</sup> 20-5 : mort de la 2 <sup>e</sup>
70.34	10-3-71 : Pas d'œufs 18-3 : 5 œufs	10-3 : Querelles, antenne coupée.	10-3 : mort de la 1 <sup>re</sup> 27-5 : mort de la 2 <sup>e</sup>
70.35	7-3-71 : 7 w 27-5 : 3 ouvrières	10-3 et jours suivants : Pas de trace de querelle. Les 2 femelles s'évitent.	18-3 : une femelle est coupé en 2.
70.41	Thermopériode 5-1-71 : 5 œufs 12-1 : 11-12 œufs	6-1 et jour suivants : Les 2 femelles s'évitent. Coups de mandibules.	18-1 : mort de la 1 <sup>re</sup> 23-1 : mort de la 2 <sup>e</sup>
70.150	9-3-71 : 1 œuf 24-6 : 1 ouvrière	9-3 Coups de mandibules.	10-3 : mort de la 1 <sup>re</sup>
70.151	25-3-71 : 3 œufs indemnes 28-3 : plusieurs œufs crevés	5-4 : La 1 <sup>re</sup> femelle a 2 pattes postérieures cassées et une antenne amputées.	22-4 : mort de la 1 <sup>re</sup> 27-5 : mort de la 2 <sup>e</sup>
70.152	22-4-71 : pas d'œufs 9-5 : 6 œufs 19-6 : 3 ouvrières	Pas d'observations avant la mort de la 1 <sup>re</sup> reine.	22-4 : mort de la 1 <sup>re</sup>

rons 1<sup>re</sup> femelle, celle qui meurt en 1<sup>er</sup> lieu ou celle qui est dominée par l'autre (la 2<sup>e</sup> femelle).

La colonne n° 4 : représente la date de la mort de la 1<sup>re</sup> femelle. Parfois la 2<sup>e</sup> femelle meurt à son tour et l'on a alors 2 dates.

Remarque : La comparaison de différentes dates va nous permettre de savoir si les querelles ont lieu avant ou après la ponte.

Cas du nid n° 70.44.

— 15 femelles capturées juste après l'autotomie alaire à Tyr le 8-11-70 et mises 6 heures après dans un nid Janet. — Le 28-2-71 : 2 w délaissés. — Le 1-3-71 : 3 femelles sont coupées en 2 au niveau du pédoncule. Le thorax et la tête se promènent durant une semaine séparés du gastre. — Le 10-3 : 1 w délaissé. — Le 18-3 : 11 femelles dont une ayant le pédoncule presque coupé + 13 w éparpillés et semblant être négligés. Les femelles vivantes ne sem-

Tableau III

Résultats fournis par les élevages expérimentaux polygyniques

1	2	3	4
70.01 3 ♀	Thermopériode 1-12-70 : 3 œufs 22-12-70 : 30 œufs 5- 1-71 : 20 œufs 12- 1 : 32 œufs 2- 2 : 6 œufs 2- 2 : 6 œufs 22- 2 : 0	Pas de querelle avant la ponte. 22-12-70 : début des querelles 11- 1-71 : coups de mandibules œufs éparpillés.	12-1 : mort de la 1 <sup>re</sup> 23-1 : mort de la 2 <sup>e</sup> 22-2 : mort de la 3 <sup>e</sup> (elle a une patte et une antenne coupées).
70.08 3 ♀	Thermopériode 12- 1-71 : 8 w 23- 1 : 52 œufs 2- 2 : 14 œufs + 4 L <sub>1</sub> 16- 2 : 4 œufs + 10 L <sub>2</sub> 9- 3 : 5 œufs + 3 L <sub>2</sub> + 1 N 20- 3 : 1 ouvrière 23- 3 : mort de l'ouvrière	Pas de querelles avant la ponte. 30-1 : coups de mandibules. La 1 <sup>re</sup> femelle a une patte amputée. Les œufs sont éparpillés. 2-2 : coups de mandibules réciproques entre les 2 reines restantes. 15-3 : La 2 <sup>e</sup> est blessée au thorax. 16-2 : La 2 <sup>e</sup> est amputée de son antenne. 23-2 : couvain éparpillé.	2-2 : mort de la 1 <sup>re</sup> 23-3 : mort de la 2 <sup>e</sup> 10-4 : mort de la 3 <sup>e</sup>
70.12 3 ♀	Thermopériode 10- 1-71 : 2 œufs 12- 1 : 4 œufs 23- 1 : 15 œufs 23- 2 : 8L + œufs 10- 3 : 3 N 28- 3 : 1 ouvrière	Pas de trace de querelle avant la ponte 12-1 : Une femelle est agressive.	13-1 et 14-1 : mort de 2 reines
70.42 3 ♀	Pas de ponte avant le 18-3. 10- 4 : 1 œuf	18-3 : Une femelle est mourante, amputée d'une patte et de l'antenne. Une 2 <sup>e</sup> a une antenne cassée. La 3 <sup>e</sup> est indemne.	19-3 : mort de la 1 <sup>re</sup> 12-4 : mort de la 2 <sup>e</sup> 30-5 : mort de la 3 <sup>e</sup>
70.43 6 ♀ (5 allées + 1 désallée)	10- 3-71 : 5 œufs	A partir du 10-3-71 : Toutes les femelles allées sont chassées du nid. Elles se réfugient dans le tube à grains.	Entre le 1-4 et le 21-4 : mort de 4 allées. Les autres s'évitent. 28-4 : mort de la dernière allée. 9-5 : mort de la désallée.

blent pas s'éviter, ni rechercher querelle. — Le 31-3 : 8 femelles + 30 w éparpillés. — Le 9-5 : 5 femelles + des w. — Le 19-5 : 5 femelles sans +. — Le 5-6 : 2 femelles + 15 w. — Le 24-6 : 2 femelles + 22 w + 3 L<sub>1</sub>. — Le 1-7 : 2 femelles + 1 paquet d'œufs et beaucoup de larves. — Le 13-7 : 2 femelles + 1 paquet d'œufs et de L<sub>1</sub> + 6 grandes larves + 2 nymphes (avoir ajouté des graines). — Le 19-7 : 2 femelles + 1 ouvrière, pas de nymphes. La plupart des grandes larves ont disparu (consommées par les reines ?) + 1 paquet d'œufs et de L<sub>1</sub>. (Les graines ne sont pas touchées). — Le 25-7 : L'ouvrière meurt, une reine meurt coupée en 2

au niveau du pédoncule. — Le 27-7 : La dernière reine meurt à son tour. Dans le nid restent 3 larves chétives.

Remarquons la disparition des œufs, le 19-5, due à une forte oophagie.

### *Remarques sur quelques résultats obtenus.*

Pour montrer que la station d'origine n'a pas d'influence déterminante sur la marche de l'expérience, plusieurs groupes de femelles proviennent de stations différentes.

La fuite de la femelle dominée est une réponse au comportement agressif de sa sœur.

Le développement larvaire s'est poursuivi normalement malgré la persistance des querelles.

Les nids n° 70.31 et n° 70.32 : Les querelles ne sont pas remarquées, mais les œufs sont éparpillés.

Le nid n° 70.33 : Il n'y a pas eu d'observation de querelles ni avant la ponte, ni après. La mort de la 1<sup>re</sup> femelle 12 jours après la ponte peut être attribuée aux conséquences d'une lutte non observée.

Le n° 70.41 : fait partie de la série d'expériences sur la thermopériode (Chapitre 4) qui débute le 10-12-70 (12 heures à 27°C et 12 heures à la température ambiante de 14 à 16°C).

Par cet élevage soumis à la thermopériode nous avons voulu montrer que le comportement d'hostilité des femelles pondeuses n'est pas lié à une période déterminée de l'année mais fait suite à la 1<sup>re</sup> ponte sans tenir compte du cycle annuel normal d'une société.

Le nid n° 70.151 : Malgré la ponte tardive, comparativement aux autres élevages, les 2 femelles semblent vivre en « bon ménage ». Trois jours après la 1<sup>re</sup> ponte, il y avait toujours un groupe de 3 œufs en bon état cependant que d'autres œufs sont éparpillés ça et là dans la boîte témoignant sans doute de violentes manifestations d'hostilité dont les conséquences meurtrières ne tardent pas à apparaître une semaine plus tard avec les amputations des pattes postérieures et d'une antenne. Malgré cela la femelle meurtrie réagit quoique faiblement et ne meurt que 2 semaines après. La 2<sup>e</sup> femelle la suit après 35 jours visiblement affaiblie.

Le nid n° 70.01 : Trois femelles provenant de l'essaimage d'une fourmière à Tyr le 8 novembre. Elles sont soumises à la thermopériode le 9-11 (12 heures à 22°C et 12 heures à la température de 14 à 16°, puis à partir du 15-12 : 12 heures à 27°C et 12 heures à la température ambiante 15°C). Le nombre élevé des œufs laisse supposer que plus d'une femelle participe à la ponte. De plus en date du 5-1-71, on a remarqué que ces œufs sont transportés par différentes reines. Un paquet d'œufs ratatinés est laissé de côté.

La 1<sup>re</sup> femelle est morte coupée en 2. Les œufs qui restent forment 2 paquets. La 2<sup>e</sup> femelle est coupée en 2 aussi, et la 3<sup>e</sup> continue à l'attaquer malgré cela. Cette dernière a une patte et un bout d'antenne en moins, ce qui montre que la résistance fut loin d'être passive et ce qui confirme une fois de plus qu'en présence de 2 reines qui parviennent à pondre en même temps, les querelles sont plus intenses.

Le n° 70.43 : Le but de cette expérience est de voir s'il y a une corrélation entre le comportement agressif de la femelle fécondée pondeuse et la présence de femelles vierges allées. Dans cet élevage, nous avons mis ensemble 6 femelles provenant d'une même fourmière : 5 allées capturées avant le vol nuptial et une désallée prise après le vol. Toutes les femelles vivent en bonne entente jusqu'à l'observation de la première ponte. Le premier paquet d'œufs est porté par une femelle allée. Nous ne pouvons pas nous assurer de l'origine de ces œufs mais nous pouvons supposer, sans beaucoup nous tromper, que ces œufs sont issus de la femelle fécondée car les femelles vierges se comportent généralement comme les ouvrières (voir plus haut).

Le comportement de la femelle désallée devient nettement agressif dès l'apparition des œufs. Les allées pourchassées l'une après l'autre laissent échapper le paquet d'œufs et se réfugient près des graines. Elles reviennent de temps à autre vers la boîte humide où de nouveaux coups de mandibules les attendent. Quatre ont fini par mourir l'une après l'autre dans le réservoir à graines, entre le 1-4 et le 21-4. Dans la boîte humide les 2 femelles qui restent (1 allée et 1 désallée) semblent s'éviter. La reine paraît avoir perdu beaucoup d'activité. La dernière allée ne tarde pas à mourir à son tour, suivie, dix jours après, par la reine.

### *Conclusion et discussion.*

Les résultats des expériences faites sur les différents nids décrits ci-dessus nous permettent les constatations suivantes :

#### *1 — Absence de manifestations de territorialisme.*

Avant la ponte, les reines vivant dans le même nid n'occupent pas un territoire déterminé qu'elles gardent plus fréquemment qu'un autre. Après l'émission des premiers œufs, la femelle pondeuse pourchasse sa sœur et continue à ne pas occuper une position propre.

A l'apparition des larves, le couvain est souvent déposé dans la chambre humide du nid Janet et la reine s'en éloigne rarement. Nous ne pouvons pas considérer l'occupation de ce territoire humide comme une manifestation de territorialisme quoique l'expulsion des autres femelles loin de cet endroit peut être la cause de leur mort par dessiccation. C'est le besoin d'eau qui détermine cette manifestation.

#### *2 — Présence d'un rapport de domination entre les reines déclenché par la ponte.*

Il est incontestable qu'une femelle domine les autres, les chasse, leur livre combat et même les exécute. C'est sans doute la femelle ayant pondu en premier lieu que devient ainsi agressive. Nous pouvons affirmer que son comportement est déclenché par la présence des œufs malgré les cas des nids n°s 70.34 et 70.42 dont la date d'apparition des premiers œufs reste douteuse. En effet, il peut se faire que les premiers œufs ne soient pas observés car ils sont consommés dès leur émission.

*Est-il possible que 2 femelles parviennent à pondre en même temps ?*  
Si oui, quel serait alors le comportement de chacune d'elles ?

Baroni-Urbani (1968 *b*) rapporte que Buschinger (1967) ne trouve dans les sociétés polygyniques de *Leptothorax gredleri* Mayr qu'une femelle aux ovaires développés, tandis que chez les autres ils seraient plus ou moins atrophiés.

En revenant au cas du nid n° 70.32 on constate que le résultat de la première ponte est porté par les 2 femelles à la fois.

En plus, les 2 partenaires ne se livrent pas de combats. Ceci n'est-il pas dû à une dominance partagée provoquée par la ponte simultanée des 2 femelles et contrairement au cas de *L. gredleri* ?

En effet, deux semaines après, à la mort de la 1<sup>re</sup> femelle, le cadavre ne porte aucune trace de querelles et sa dissection montre des ovaires bien développés. Les causes de la mort, qui restent hypothétiques, peuvent être attribuées aux caractères individuels opposés des 2 partenaires dont l'une est moins résistante que l'autre. La 2<sup>e</sup> femelle a continué à pondre et sa descendance est prospère.

Rappelons aussi pour le cas n° 70.20 que la 1<sup>re</sup> femelle n'est pas complètement passive. Le grand nombre d'œufs toujours présents dans

le nid nous incite à supposer que les 2 femelles pondent et se livrent bataille jusqu'à ce que la plus forte l'emporte.

Pour le n° 70.44 où 2 femelles se tolèrent pendant 50 jours, on peut dire aussi que c'est un cas de dominance partagée bien qu'en fin de compte une femelle l'emporte et tue sa partenaire juste après l'apparition de la première ouvrière.

Donc nous appelons *tolérance partagée* le cas où 2 femelles fondatrices arrivent à pondre ensemble, se tolèrent un certain temps ou se livrent des combats sans que l'une des 2 partenaires ne soit complètement passive.

Malgré les 3 derniers cas cités ci-dessus nous pouvons dire que la *monogynie est stricte* chez *M. ebeninus*.

Il est probable que dans la nature 2 ou plusieurs femelles provenant d'un même nid d'origine ou non, parviennent à choisir la même logette en vue de fonder une nouvelle colonie. Si elles se tolèrent jusqu'à la ponte, leur comportement varie tout de suite après. La pondeuse devient agressive, chasse ou tue ses compagnes.

Signalons que la position des antennes de la femelle dominante est différente de celle de l'autre. La première a le scape qui forme un angle de 90° avec le funicule, la dominée a l'antenne rabattue près du corps. Cette attitude des antennes des 2 femelles est très voisine de celle décrite chez *Myrmecina graminicola* dans le cas d'une société digynique (Baroni-Urbani, 1968 b).

3 — Le déclenchement du *comportement d'hostilité* dû à la présence des œufs *est indépendant de la date de leur émission et de l'état des femelles compagnes* (fécondées ou non).

Dans la série des expériences sur la thermopériode on est parvenu à obtenir des pontes précoces suivies vite par les combats des reines. La période où ces querelles sont observées coïncide avec la reprise de l'activité des fondatrices, provoquée par la chaleur.

Dans le cas du nid n° 70.43, une femelle désailée parvient, après la ponte, à tenir tête à 5 femelles vierges qu'elle oblige à fuir et qui finissent par mourir avant la seule reine de l'élevage, confirmant par là que le comportement de la femelle fécondée varie en présence de la ponte et l'hostilité manifestée ne tient pas compte de l'état des femelles présentes qu'elles soient fécondées ou non.

4 — En comparant le comportement d'une femelle *avant et après* la fécondation, on trouve que :

— Les femelles sœurs non fécondées peuvent vivre et pondre ensemble sans aucune manifestation d'hostilité.

— Les femelles sœurs fécondées vivant ensemble deviennent très agressives après la ponte malgré la persistance de « l'odeur de famil-

le ». Ce changement dans le comportement ne peut être attribué qu'à un changement dans leur physiologie. Donc le comportement de la femelle fondatrice change en fonction du rôle qu'elle a à remplir. D'ailleurs, c'est ce que nous verrons encore mieux dans la suite de ce chapitre.

5 — Comportement de la femelle fécondée avant l'apparition des premières ouvrières-filles.

Si la reine de *Messor ebeninus* est capable d'élever sa couvée, sans aucune aide, jusqu'à l'amener au stade adulte, la fondation n'est pas pour autant assurée de survivre. Mis à part le danger causé par les prédateurs (Acariens et autres), il est nécessaire pour la prospérité et le développement de la nouvelle société que l'oophagie et la larvophagie régressent.

Soulié (1962 *b*) a montré les difficultés rencontrées par des femelles isolées de l'espèce *Crematogaster scutellaris* à fonder une société. Nous avons nous-mêmes tenté de réaliser une fondation avec des femelles fécondées isolées de *Crematogaster auberti jehovae*. Nos tentatives échouèrent à cause de l'oophagie importante à laquelle s'adonnent les femelles isolées des *Crematogaster* pour survivre.

L'oophagie et la larvophagie existent aussi chez *Messor ebeninus* comme nous en avons souvent été témoin dans nos élevages artificiels. Parmi les questions intéressant l'oophagie et la larvophagie nous avons retenu les 2 suivantes :

*a* — Est-ce que la reine solitaire est capable de s'attaquer aux graines qu'elle a à sa portée ou au moins se nourrit-elle de boulettes alimentaires préparées par des ouvrières provenant d'autres élevages ?

*b* — Dans quels cas la femelle s'adonne-t-elle à une oophagie importante vouant la jeune fondation à disparaître ? La description de plusieurs expériences va nous permettre d'éclaircir ce point.

Partant de ces 2 questions nous allons voir le comportement de la reine vis-à-vis de l'eau, des graines et de l'oophagie.

*A — La femelle et l'eau.*

Rappelons que dans les nids de type Janet utilisés, il n'y a pas d'abreuvoir. Les Insectes qui y vivent doivent se contenter pour s'alimenter en eau, de lécher la paroi en plâtre du réservoir d'eau. Si cette observation de léchage n'est pas toujours aisée, lorsque les Fourmis, continuellement perchées sur les parois, sont difficilement observables, il nous est arrivé par contre de voir la reine se désaltérer dans la coupelle contenant un coton très humide et se trouvant dans les nids du type cage à Insectes. Cette désaltération a lieu après l'apparition des œufs et semble être plus fréquente en présence des larves et des nymphes comme nous en avons été témoins pour la première fois au début d'avril 1966 pour l'élevage n° 65.01. La femelle grimpe sur le bord de la coupelle comme le fait un petit chat agrippé au bord de l'assiette contenant son lait.



*B — La femelle fécondée et les graines.*

Tout en sachant que les femelles claustrées de plusieurs espèces de Fourmis ne se nourrissent guère, on s'est dit que dans la nature ces femelles ne mangent pas parce qu'elles n'ont rien à manger.

Pour cela les premières fondatrices de *M. semirufus maculifrons* et de *M. meridionalis* capturées à Souk-el-Gharb (Mont-Liban 800 m) en Octobre 1965, de même que les élevages de *M. semirufus*, de *M. semirufus intermedius* et de *M. ebeninus* réalisés à Beyrouth en Novembre 1966, ont reçu des grains de blé ou d'orge au début de leur mise en nid expérimental et tout au long du développement larvaire et nymphal. En plus chaque fois que les grains sont moisiss, ils sont remplacés par de nouveaux jusqu'à l'apparition des premières ouvrières et malgré cela les femelles fondatrices des *Messor* refusèrent les graines offertes.

Plus tard, inspiré par les travaux de Le Masne et Bonnavita (1969) sur l'acceptation expérimentale des proies offertes aux fondatrices d'espèces de Fourmis évoluées (*Myrmica*, *Pheidole* et *Camponotus*), nous avons offert à plusieurs fondatrices de *Messor* provenant de la récolte de l'automne 1970, des boulettes alimentaires préparées par des ouvrières occupant d'autres élevages artificiels. Notre tentative échoua dans 16 nids sur 18.

Malgré l'acceptation de cette nourriture préparée par 2 femelles fondatrices seulement, le phénomène est très important pour nous, quoiqu'il n'ait pas la chance de se reproduire ainsi dans la nature, car il montre que le refus des grains par la reine est dû à ce que la nourriture n'est pas préparée. De même notre attention est attirée sur les faits suivants :

*Les femelles, qui à l'état non fécondé sont capables de préparer la nourriture, changent de comportement après la fécondation, ne réalisant plus cette préparation et attendent pour se nourrir l'éclosion des premières ouvrières qui sont alors les seules préparatrices des boulettes alimentaires.*

Donc si la reine ne s'approvisionne pas et ne prépare pas la nourriture, elle peut accepter expérimentalement de la nourriture toute préparée. Or à l'état naturel et au début de l'été, la fondatrice a sans doute épuisé ses réserves corporelles. Pour survivre, nous allons voir qu'elle s'adonne à l'oophagie.

*C — La femelle et l'oophagie.*

Nous avons souvent observé la fondatrice en train de consommer ses propres œufs et ses propres larves, parfois même ses premières ouvrières. L'étude de la courbe de ponte confirme la perte numérique des œufs. Plusieurs auteurs, entre autres Meyer (1927) ont étudié l'oophagie chez *Messor structor*, *Formica cinerea* et plusieurs espèces

du genre *Tetramorium*. Nous avons remarqué chez *Messor ebeninus* que plusieurs fondations en nids artificiels échouent à cause de la forte oophagie de la reine ou à cause de la destruction des premières ouvrières aussitôt écloses. Pour le prouver voici à titre d'exemple un élevage choisi parmi les plus caractéristiques.

*Élevage n° 69.20* : 30 novembre 19 : essaimage ; 23 février 70 : 1<sup>re</sup> ponte. 23 mars : 22 w. Ils sont enlevés du nid pour voir ce qui en résulterait.

31 mars	: 3 nouveaux w
21 avril	: 25 w
19 mai	: 34 w
25 mai	: 24 w + 2 L <sub>1</sub>
8 juin	: 20 w + 3 L <sub>1</sub> + 1 L <sub>2</sub> + 1 L <sub>3</sub>
15 juin	: 14 w + 2 L <sub>1</sub> + 3 L <sub>2</sub> + 3 L <sub>3</sub> + 2 L <sub>4</sub> + 1 Nympe
22 juin	: 5 w + 6 L <sub>1</sub> + 3 L <sub>2</sub> + 2 L <sub>3</sub> + 3 L <sub>4</sub> + 1 Prénympe + 5 Nymphes (avoir ajouté des graines).
29 juin	: 20 w + 2 L <sub>1</sub> + 3 L <sub>3</sub> + 3 L <sub>4</sub> + 3 Nymphes + dépouille d'une Nympe écrasée + 2 cadavres de Nymphes pigmentées rejetées avec les débris. Les graines ne sont pas touchées.
7 juillet	: 17 w + 6 L <sub>1</sub> + 2 L <sub>3</sub> + 4 Nymphes.
22 juillet	: 15 w + 2 L <sub>3</sub> + 2 Nymphes
5 août	: 2 w + 1 L <sub>3</sub>
9 août	: Mort de la reine, rien ne restait dans le nid.

Il semble qu'en faisant retarder l'évolution normale du couvain, par suite d'un prélèvement d'œufs ou d'une autre action perturbatrice, les réserves corporelles de la reine s'épuisent ; elle s'attaque alors aux larves et aux nymphes pour subsister.

### Conclusions :

Les exemples des élevages ayant échoué parce que les premières ouvrières ne sont pas parvenues à préparer la nourriture sont multiples. Plus les ouvrières mettent du retard à éclore ou à préparer la nourriture et moins la fondation a la chance de réussir. Les réserves corporelles de la reine (muscles alaires, corps gras) semblent pouvoir lui suffire jusqu'à la fin de Juin avec l'aide d'une oophagie modérée. Les ouvrières nouvellement écloses doivent lui assurer une nourriture suffisante sans quoi, son comportement devient agressif et elle se nourrit alors de ses larves, de ses nymphes et massacre même les premières ouvrières.

Si le mode de fondation des *Messor ebeninus* est placé parmi le type indépendant, nous voyons de ce qui précède que cette indépendance n'est pas totale puisque la réussite de la fondation nécessite la présence d'ouvrières dont la collaboration est primordiale. Etant incapable de vivre sans nourriture préparée, la femelle fécondée est entièrement dépendante de ses filles.

Ce mode de fondation, de type *M. ebeninus*, annonce déjà le mode de fondation de type dépendant qui constitue le terme de cette évolution.

## CONCLUSION.

*a* — Les Femelles de *Messor ebeninus* changent de comportement après la fécondation.

*Non fécondées*, elles peuvent pondre, *préparent la nourriture* à partir des grains offerts et pratiquent l'oophagie. Elles *ressemblent à plusieurs égards aux ouvrières orphelines*. A l'état solitaire les œufs des femelles vierges n'évoluent jamais en larves car ils ne sont pas soignés suffisamment. Groupées, *les femelles non fécondées se tolèrent*, émettent beaucoup plus d'œufs dont certains évoluent en larves de mâles. La longévité des femelles vierges ne semble pas dépasser une année contrairement à leurs sœurs fécondées qui semblent vivre plus que cinq ans.

*Fécondées*, les femelles diffèrent de leurs sœurs qui ne le sont pas par les points essentiels suivants :

Les œufs soignés par la reine isolée, évoluent en larves, nymphes et ouvrières. Entre temps *les graines ne sont pas préparées*.

Groupées, plusieurs femelles essaimantes sœurs *se tolèrent jusqu'à la ponte*. Après quoi celle qui émet les œufs en premier lieu devient agressive et massacre sa compagne. Si deux partenaires arrivent à pondre en même temps, il y a alors entre elles une agressivité réciproque ou une tolérance partagée, mais dans tous les cas une des 2 femelles l'emporte sur l'autre montrant par là que la monogynie est stricte.

*b* — Depuis la ponte jusqu'à l'apparition des premières ouvrières-filles, la reine soigne son couvain, s'approvisionne en eau, délaisse les graines présentées expérimentalement et vit sur ses réserves corporelles, aidée d'une oophagie plus ou moins importante.

## Chapitre III

## BIOLOGIE DE LA SOCIÉTÉ

## 1. — PONTE ET FORMATION DE LA JEUNE SOCIÉTÉ EN ÉLEVAGE ARTIFICIEL

Nous allons suivre la ponte de la reine, le développement larvaire, la nymphose et l'éclosion de la première ouvrière. Cette étude a été réalisée sur 138 nids artificiels : 2 en 1965, 5 en 1966, 11 en 1967, 30 en 1968, 30 en 1969 et 60 en 1970. Les températures d'élevage sont très proches des températures externes sous abri.

Nous donnons tout d'abord le compte rendu du déroulement d'un élevage type, puis les résultats seront dégagés et énoncés pour chacune des étapes du développement.

## A — Les Elevages.

Nous reproduisons ci-après un exemple choisi parmi les élevages les plus prospères, actuellement en vie (au début de Novembre 1971). Les dénombrements des différents constituants du couvain au cours de la première année de la fondation sont faits chaque 48 heures et toujours à la même heure pour un nid déterminé (à partir de 14 heures). Au cours des années suivantes, les relevés sont réalisés une fois par semaine au moins. Nous ne donnerons ci-dessous que les dates où des changements importants sont à signaler.

Elevage n° 67.11 : Essaimage et mise en nid expérimental de la reine : 9-12-67.

13-4-68 : 1 w. — 19-4 : 6 w. — 3-5 : 15 w. — 7-5 : 8 w + 5 L<sub>1</sub>. — 10-5 : 9 w + 4 L<sub>1</sub> + 3 L<sub>2</sub>.  
— 14-5 : 11 w + 2 L<sub>2</sub> + 2 L<sub>3</sub>. — 17-5 : 18 w + 6 L<sub>3</sub> + 2 L<sub>4</sub>. — 21-5 : 19 w + 3 L<sub>1</sub> + 4 L<sub>4</sub> + 3 N. — 24-5 : 21 w + 3 L<sub>1</sub> + 3 L<sub>2</sub> + 2 L<sub>4</sub> + 5 N. — 28-5 : 22 w + 4 L<sub>1</sub> + 5 L<sub>2</sub> + 7 N.  
31-5 : 19 w + 5 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>2</sub> + 2 L<sub>3</sub> + 2 L<sub>4</sub> + 8 N + 1 ♀  
3-6 : 4 ♀ + reste du couvain :  
19-6 : 7 ♀ + » » »  
1-7 : 16 ♀ + » » »  
8-8 : 27 ♀ + » » »  
1-11 : 36 ♀ + 8 L<sub>2</sub> + 11 L<sub>3</sub>  
29-7-69 : 60 ♀ + 20 w + 2 L<sub>2</sub> + 3 L<sub>4</sub> + 1 PN + 5 N  
29-10-69 : 172 ♀ + 15 w + 20 L<sub>1</sub> + 11 L<sub>2</sub> + 6 L<sub>3</sub> + 13 L<sub>4</sub> + 30 N  
24-4-70 : 210 ♀ + 35 w + 5 L<sub>1</sub> + 10 L<sub>2</sub> + 2 N  
10-10-70 : 540 ♀ + 42 w + 27 L<sub>1</sub> + 30 L<sub>2</sub> + 18 L<sub>3</sub> + 14 L<sub>4</sub> + 36 N  
15-2-71 : 570 ♀ + 2 w + 25 L<sub>2</sub> + 35 L<sub>3</sub>  
10-10-71 : 1200 ♀ + 53 w + 30 L<sub>1</sub> + 35 L<sub>2</sub> + 32 L<sub>3</sub> + 40 L<sub>4</sub> + 50 N

## B — Les Résultats.

## 1 — La ponte de la reine.

Les résultats numériques de 86 nids contenant chacun une reine essaïmante, sont donnés sous forme de fractions :

- au numérateur figure le nombre de jours qui s'écoulent entre la date du vol nuptial et celle de la première ponte ;
- à l'emplacement du dénominateur est le nombre de femelles qui ont pondu.

72-76	77-81	82-86	87-91	92-96	97-101	102-106	107-111	112-116
6	11	14	13	20	7	6	9	4

Toute les reines proviennent d'une même station (celle de Badaro). Les dates respectives de leur vol nuptial, indiquées au tableau de la figure 2, s'échelonnent entre le 27 novembre et le 14 décembre des années 1965 à 1970.

Les premiers œufs apparaissent dans 72,8 % des cas entre le 75<sup>e</sup> jour qui suit l'essaïmage et le 95<sup>e</sup>. A titre d'exemple, les dates les plus fréquentes de la ponte du premier œuf sont entre le 8 et le 14 mars en 1967, le 27 février et le 18 mars en 1968, le 24 février et le 11 mars en 1969, le 17 et le 23 février en 1970.

Dans 10,3 % des cas, la ponte tarde. Elle s'effectue alors autour du 15 avril.

Les conditions expérimentales d'élevage étant identiques, on peut se permettre alors d'imputer à des facteurs internes et individuels, relevant des femelles, les raisons de cette variation dans l'étendue de la période qui s'écoule entre l'essaimage et l'apparition du 1<sup>er</sup> œuf.

Notons cependant que des femelles capturées dans des stations différentes et à des dates différentes d'une même année, commencent à pondre le même jour. Il en fut ainsi par exemple, pour trois essais de 1970.

Date de l'essaimage	Station	1 <sup>re</sup> ponte
8 novembre 70	Tyr	9 mars 71
1 décembre 70	Badaro	9 mars 71
22 décembre 70	Mar Elias	11 mars 71

Ceci montre qu'en plus des facteurs internes il y a aussi à considérer les facteurs du milieu externe dont l'étude fera l'objet du chapitre suivant.

Dans la nature nous avons pu capturer, à deux reprises, des femelles fondatrices avec 7 ou 8 œufs. Au même moment nous avions au laboratoire un nombre égal d'œufs avec les reines en captivité.

Le rythme de la ponte est en moyenne d'un œuf toutes les 48 heures et il continue ainsi jusqu'à la nymphose des 1<sup>res</sup> larves.

## 2 — Le développement larvaire.

L'éclosion de la première larve a lieu dans 76 % des cas, entre 33 et 42 jours après la première ponte avec une moyenne de 40 jours sur 57 élevages ayant été suivis. Les fractions suivantes montrent : au numérateur le nombre de jours du développement larvaire ; au dénominateur la fréquence des élevages où la première larve a fait son apparition :

26-30	31-56	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60
5	11	16	19	4	1	1

La moyenne du nombre d'œufs au moment de l'apparition de la première larve est de 17 à 18 œufs par élevage. Chaque deux jours il y a apparition de 3 larves en moyenne.

Le développement larvaire passe par 4 stades. Les larves du 1<sup>er</sup> stade L<sub>1</sub> restent dans le tas des œufs que transporte la reine entre ses mandibules. Toutes les larves des trois derniers stades sont séparées des œufs par la reine et transportées parfois individuellement par celle-ci.

## Durée de différents stades larvaires.

Dans des conditions très proches de l'état naturel, le développement larvaire total dure, dans 68,3 % des cas, de 20 à 30 jours avec une moyenne de 27 jours.

14-18	19-23	24-28	29-33	34-38	39-43	44-48
5	17	14	10	8	4	2

Les calculs englobent les résultats de 60 élevages artificiels.

La durée relative des différents stades pour un développement type de 26 jours, se présente comme suit : les stades  $L_1$  et  $L_4$  ont une durée égale chacune à 11 jours en moyenne ; les stades  $L_2$  et  $L_3$ , beaucoup plus courts, ont chacun une durée moyenne égale à 2 jours.

### 3 — *La nymphose.*

Lorsque  $L_4$  atteint son plein développement, sa région céphalique devient plus nette et ses mandibules plus colorées. La première nymphe ne tarde pas à apparaître précédé par une prénymphe ayant une durée très courte (quelques heures).

La nymphose est de 12 à 15 jours avec une moyenne de 14 jours.

10-11	12-13	14-15	16-17	18-19
4	17	19	10	5

Au début les yeux commencent par se pigmenter. Ensuite les dents des mandibules et le gastre se rembrunissent à leur tour, puis les mandibules en entier et enfin le thorax et la tête.

### 4 — *La première ouvrière.*

A la fin de la nymphose on voit comme drapée par un voile très fin, une petite ouvrière essayant de dégager ses antennes puis ses pattes. Elle ne tarde pas d'ailleurs à s'en servir pour se déplacer et explorer ce qui l'entoure. Sa taille oscille légèrement autour de 3,75 mm. Elle ne tarde pas à se pigmenter : la tête, le thorax et les appendices commencent par être d'un marron clair, le gastre devient noir le premier. Après 4 à 5 jours elle est entièrement noire comme l'ouvrière adulte.

Au début, cette ouvrière se nourrit de débris de larves et de débris de nymphes aussi. Mais elle ne tarde pas après 2 à 3 jours à s'occuper du couvain et à ramasser de petites graines de Géraniacées et de Légumineuses que nous avons pris soin de mettre dans les nids artificiels vers le début de la nymphose.

### *Conclusion.*

Résumons les résultats obtenus comme suit :

Etape	Durée moyenne en jours
Essaimage à 1 <sup>er</sup> œuf	90
1 <sup>er</sup> œuf à 1 <sup>re</sup> larve	40
1 <sup>re</sup> larve à 1 <sup>re</sup> nymphe	27
1 <sup>re</sup> nymphe à 1 <sup>re</sup> ouvrière	14

Les dates moyennes des étapes importantes sont les suivantes :

Essaimage : 1<sup>er</sup> décembre  
 1<sup>er</sup> œuf : 1<sup>er</sup> mars  
           9 avril  
 1<sup>re</sup> nymphe : 6 mai  
 1<sup>re</sup> ouvrière : 20 mai

Les résultats qu'on peut tirer de l'observation de la fondation au cours de la première année nous ont permis de voir la description de chaque étape et la durée de chaque stade du développement. Les données de la 2<sup>e</sup> ou de la 3<sup>e</sup> année de la vie d'un élevage vont contribuer à l'étude du cycle annuel et à l'évaluation de la composition de la population au courant de l'année.

## 2. — CYCLE ANNUEL ET COMPOSITION DE LA POPULATION AU COURANT DE L'ANNÉE. APPARITION DES FORMES AILÉES

Pour connaître la composition d'une fourmilière à différentes périodes de l'année, nous avons eu recours à 3 moyens d'investigation dont les résultats se complètent :

1 — Excaver et inventorier des fourmilières à différentes périodes de l'année.

Le déterrage complet d'une colonie de *M. ebeninus* n'est pas chose aisée lorsqu'on sait que la profondeur du nid peut atteindre plusieurs mètres. Inventorier le produit d'une excavation représente un gros travail. Or pour avoir une idée nette de la composition d'un nid à différentes époques de l'année, il serait souhaitable d'en suivre l'évolution mois par mois et année par année. Les ouvrières occupant des chambres éloignées de la reine peuvent avoir leur propre couvain qui se mélangerait à celui de la reine lors d'un déterrage.

2 — Suivre le développement des sociétés naturelles mises en élevage artificiel.

La composition de sociétés déterrées plus ou moins complètement et mises en élevage, a été évaluée à des dates régulières. Là aussi le couvain de la reine et éventuellement celui des ouvrières sont mélangés et les résultats obtenus sont faussés. De plus ces résultats sont fragmentaires car ils dépendent de la période de l'année où le déterrage est réalisé.

3 — Suivre le développement des sociétés obtenues en élevage artificiel.

Des sociétés âgées de deux ou trois ans sont obtenues à partir de fondatrices mises en élevage artificiel. La comparaison du contenu de ces élevages avec la composition des déterrages confirme nos résultats et les complète.

### A — Composition d'une société au cours de l'hiver.

Qu'il s'agisse d'une fourmilière naturelle ou d'un élevage artificiel, en hiver on n'observe ni œufs, ni nymphes. Cette période s'étend depuis

la mi-décembre jusqu'à la mi-février. Le couvain est alors formé de larves dont le nombre est fonction de l'importance numérique des ouvrières. En effet plus le nombre de celles-ci est élevé, plus important est celui des larves dont elles prennent soin.

Les larves présentent deux aspects : les plus petites sont poilues et jaunâtres, elles forment les L<sub>1</sub>. Les plus grandes sont moins poilues et présentent des taches blanchâtres sur le dos : ce sont les L<sub>2</sub>.

Les *Messor* étant polymorphes, la taille des larves ne peut pas être prise comme critère acceptable permettant de les classer. Mais si nous prenons en considération des colonies jeunes et populeuses qui donnent normalement des ouvrières presque de même taille, on peut alors utiliser la longueur d'une larve comme un paramètre valable permettant d'identifier son âge ou son stade de développement.

Prenons le nid n° 68.25 comme type d'élevage artificiel prospère et dont la population dérive d'une femelle capturée après essaimage en date du 1<sup>er</sup> février 1971 donne les résultats qu'illustrent le tableau suivant :

Taille en mm	1	1,5	2	2,5	3
Nombre des larves	15	147	49	3	1
Pourcentage relatif	7	68,3	22,8	1,4	0,5

#### *B — Etats des nids en mars - avril - mai.*

Au début de mars et déjà à partir de la mi-février, la ponte de la reine reprend. A Beyrouth, la date moyenne de la première ponte se situe autour du 1<sup>er</sup> mars. Sur une centaine de nids étudiés, elle s'observe entre le 17 février et le 10 mars ; une fois sur huit, elle est après le 18 mars. La date la plus tardive en six ans d'observation est le 13 avril. Le maximum d'œufs s'observe fréquemment au début d'avril. Une à deux semaines plus tard, les premières nouvelles larves L<sub>1</sub> font leur apparition. Une autre poussée de ponte s'observe également vers la fin de mai, époque correspondant à l'augmentation numérique des ouvrières dont le contingent s'est accru de nouvelles ouvrières provenant au début de mai des larves d'hiver et à la mi-mai, de nouvelles larves.

Les nymphes provenant des larves d'hiver font leur apparition à partir du 20 avril.

Le stade prénympheal étant alors très court, nous l'avons toujours confondu avec le dernier stade larvaire.

L'éclosion de nouvelles ouvrières provenant du couvain d'hiver se situe entre les dates extrêmes suivantes : le 4 mai et le 2 juin.

Pour que le nouveau couvain ne se confonde avec l'ancien et ne perturbe nos observations, nous avons éliminé, dans cinq nids témoins, les premiers œufs au fur et à mesure de leur émission.



Nous pouvons conclure cette partie en disant qu'à partir du 20 mai toutes les catégories de larves, de nymphes et d'ouvrières sont représentées et le resteront jusqu'à la fin d'octobre mais en des proportions différentes.

*C — Etat des nids entre le début de juin et la mi-octobre.*

C'est une période de grande chaleur et de sécheresse. *M. ebeninus* ne sort alors presque jamais pendant le jour.

En août la fourmilière connaît la mortalité la plus élevée. En même temps, la ponte se ralentit. A la fin de ce mois les nymphes sont les plus nombreuses et l'on rencontre parmi elles des individus de grande taille.

A partir de la mi-septembre, une proportion importante d'ouvrières media et major fait son apparition.

Dans la nature les mâles apparaissent vers la fin de juin. Il proviennent de la ponte des ouvrières comme on le montrera plus loin. Quant aux femelles, elles apparaissent vers la fin de juillet provenant probablement de la ponte de la reine et du couvain d'hiver.

*D — Etat des nids de la mi-octobre jusqu'à la fin de novembre.*

La ponte est ralentie à partir de la mi-octobre. Au début de novembre, on trouve encore 5 à 10 œufs.

Les  $L_1$  commencent à disparaître trois semaines en moyenne avant l'arrêt définitif de la ponte qui a lieu entre le 22 novembre et le 10 décembre sur 23 nids observés. On se demande alors quelle est la destinée de ces œufs qui n'évoluent plus normalement pour donner des  $L_1$ . Une observation assidue de certains nids révéla que ces œufs sont consommés par la reine tandis que dans d'autres nous avons observé des œufs éparpillés qui jaunissent et flétrissent.

Rappelons ici que dans la nature, la période de l'arrêt de la ponte correspond à celle où se produit le vol nuptial.

L'évolution larvaire se poursuit lentement. Les  $L_4$  disparaissent en se transformant à partir de fin octobre en prénymphe beaucoup plus visibles à cette période-ci de l'année, car leur évolution est plus lente et dure entre 24 et 48 heures.

Les dernières nymphes disparaissent durant la première quinzaine de novembre. Les dernières ouvrières apparues conservent souvent leur couleur claire et leur aspect juvénile au courant de l'hiver.

Enfin, au début de décembre, la fourmilière est composée d'une reine, de quelques centaines d'ouvrières et d'un nombre presque égal de  $L_2$  et de  $L_3$  : c'est sous cet aspect qu'elle passera l'hiver.

*E — Apparition des formes ailées.*

Nous n'avons pas pu assister, dans nos différents élevages artificiels obtenus à partir de femelles essaimantes, à l'apparition de mâles

et de femelles ailées. Par contre, des mâles sont obtenus à partir d'ouvrières par parthénogenèse arrhénotoque. Plusieurs raisons nous portent à croire :

1° - que les femelles sont issues de la ponte royale ;

2° - que les mâles proviennent de la ponte des ouvrières isolées de leur mère.

### 1 — Apparition des femelles.

Pour vérifier expérimentalement ce que nous venons de dire, nous avons prélevé dans plusieurs élevages 4 à 10 jeunes larves ( $L_1$  ou  $L_2$ ) parfois même des œufs de reine qui sont confiés aux soins de 200 à 500 ouvrières orphelines ayant une même origine que les larves ou les œufs. Toutes nos tentatives ont échoué car les larves et parfois les œufs ont évolué en ouvrière, et les nourrices ont pondu quelques semaines après l'orphelinage.

Nous avons, par la suite, essayé de présenter périodiquement la reine aux ouvrières pour les empêcher de pondre. Mais, là aussi, nous avons échoué à cause des perturbations créées lors de l'introduction de la reine ou de sa soustraction. Nous espérons pouvoir améliorer la technique expérimentale et parvenir à prouver que les femelles proviennent des jeunes larves de reine soignées par un grand nombre d'ouvrières loin de l'influence de la reine.

*Les femelles doivent apparaître dans les colonies populeuses où le contact entre reine et ouvrières est discontinu.* Nous verrons, au chapitre 4, que les ouvrières de grande taille se forment à partir de  $L_2$  soignées par un grand nombre d'ouvrières. Par analogie, il est probable que les femelles soient issues de jeunes larves, soignées par un nombre élevé d'ouvrière mais soustraites à l'influence de la reine. Ces conditions se présentent dans les fourmilières naturelles.

### 2 — Apparition des mâles.

Nous avons pu montrer dans une étude sur la ponte des ouvrières (note à paraître) que la reine inhibe par sa présence la ponte des ouvrières. Il faut cependant un contact étroit entre la reine et ses filles pour que cette inhibition se manifeste. Les fourmilières naturelles étant ramifiées et profondes, plusieurs ouvrières peuvent s'isoler et n'avoir plus de contact avec la reine pendant plusieurs semaines. Cette condition est réalisable dans les fourmilières populeuses à corridors longs et galeries étroites.

Dans nos élevages artificiels nous avons été témoin de trois constatations importantes :

1. Dans des conditions expérimentales identiques, *les élevages d'ouvrières orphelines émettent des œufs en janvier, c'est-à-dire un mois au moins avant l'apparition des œufs dans les fondations où la reine est présente.*

2. Pour certaines colonies artificielles âgées de plus d'un an et ayant une population supérieure à 300 ouvrières, nous avons pris l'habitude de raccorder au nid Janet principal d'autres boîtes accessoires par l'intermédiaire de tubes en matière plastique. Dans ces colonies à *boîtes multiples*, les ouvrières ont la possibilité de s'éloigner de la reine et de n'avoir plus avec elle de contacts directs. On a remarqué à plusieurs reprises la présence d'œufs dans ces boîtes à la fin de janvier, 3 à 4 semaines avant l'apparition des œufs dans les élevages étroits ayant une seule boîte. Nous supposons que les œufs émis en janvier sont des œufs d'ouvrières mais qui n'ont pas évolué par la suite pour des raisons inconnues.

3. Parfois une fraction d'une colonie artificielle parvient à perforer une boîte en plâtre et à se réfugier avec ou sans la reine en dessous du nid. Plusieurs ouvrières échappent ainsi à l'influence inhibitrice de la reine, pondent et leurs œufs évoluent en larves de mâles.

#### *Conclusions. Discussion.*

1° - Les ouvrières reprennent leur ponte plus tôt que la reine et en son absence. Les œufs d'ouvrières évoluent en mâles.

2° - Dans la nature les riches ramifications des fourmilières populeuses, à l'instar des élevages à boîtes de Janet multiples, favorisent le manque de contact direct entre la reine et une bonne partie des ouvrières. Ce manque de contact incite les ouvrières à pondre.

3° - *En déterrante une fourmière naturelle, il est fort possible de mélanger la descendance de la reine avec celle des ouvrières qui ont pu s'isoler.* Delage (1967) a réalisé plusieurs déterrages de fourmilières de Messor en Périgord Noir à différentes époques de l'année et les a inventoriés. Pour observer l'évolution du couvain, l'auteur introduit le produit de déterrage dans des nids artificiels spéciaux enfouis dans le sol. Ces nids artificiels sont déterrés à leur tour, plusieurs semaines plus tard, et leur contenu est dénombré de nouveau. Cette étude a permis à l'auteur de conclure, entre autres, que les mâles proviennent des premiers œufs issus de la reine à la reprise de la ponte. Or nous venons de voir que les premiers œufs sont émis par les ouvrières séparées de la reine, et le déterrage mélange les individus et le couvain d'une fourmière. *A la reprise de la ponte il semble donc que les premiers œufs émis et qui ont donné des mâles soient des œufs d'ouvrières plutôt que des œufs de reine.*

### 3. RELATIONS ENTRE REINE ET OUVRIÈRES.

#### *A. Les premières activités des premières ouvrières.*

La Femelle avant l'éclosion des premières ouvrières ne touche pas aux graines mises à sa disposition et vit d'oophagie.

Durant la nymphose du premier couvain, nous déposons les grains servant à la nutrition de la future jeune société dans un petit flacon

rattaché à la boîte Janet. Dès que la 1<sup>re</sup>, la 2<sup>e</sup> ou la 3<sup>e</sup> ouvrière fait son apparition et avant même d'achever sa pigmentation, elle explore les coins du nid. Les ouvrières ne tardent pas à découvrir (3 heures à 4 jours après leur éclosion) la réserve de grains qu'elles s'acharnent à transporter dans la boîte humide. Les premiers grains, souvent entreposés par petits tas un peu partout dans le nid, reçoivent ultérieurement peu de soins particuliers, ce qui provoque parfois un développement de moisissures. D'autres sont utilisés par les ouvrières néonates à colmater l'espace libre existant entre le nid et son couvercle. Mais l'activité essentielle à laquelle s'adonnent les ouvrières reste sans doute la préparation de la nourriture. Sans entrer dans les détails de cette activité déjà décrite par Delage (1967) chez les *Messor* d'Aquitaine, rappelons cependant qu'elle consiste dans les faits suivants : pincer les graines, les lécher et les enduire de salive pour former une sorte de boulette alimentaire.

Nous avons assisté souvent à cette activité dont nous connaissons toutes les étapes. Ce qui nous permet de dire que la reine, observée parfois en train de mordre les graines, n'a pas été observée pour autant en train de les lécher ou en train de les imprégner de sa salive. De plus nous avons vu qu'une fondation échoue si les ouvrières tardent à apparaître ou si elles sont éliminées expérimentalement car la reine ne contribue pas à l'approvisionnement et à la préparation complète de la nourriture.

Par ailleurs, nous avons cité dans le chapitre précédent plusieurs observations montrant que le rôle des premières ouvrières est entièrement identique à celui des ouvrières âgées. Elles s'approvisionnent, préparent la nourriture, contribuent aux travaux d'excavation, de nettoyage et soignent le couvain. En ce qui concerne leur mère, elles ne lui régurgitent par les aliments comme on pourrait le croire mais se contentent de lui préparer les boulettes alimentaires, et les torts provoqués par leur absence sont dus au manque de ces boulettes. D'ailleurs les preuves de l'absence de régurgitation *entre les ouvrières des Messor* ont été établies par Delage (1967).

Pour mieux prouver l'absence d'échanges alimentaires *entre ouvrières et reine*, nous avons entrepris les expériences décrites dans les paragraphes suivants :

#### B Absence de trophallaxie.

Plusieurs espèces de Fourmis ayant un régime alimentaire liquide collectent individuellement la nourriture mais la partagent ensuite par régurgitation selon la description que donne Le Masne (1951).

Ce mode d'échanges alimentaires n'existe pas chez les *Messor* ni dans le sens ouvrières-ouvrières ni dans le sens ouvrières-reine comme nous allons le voir.

### Techniques et principe.

Nous avons pris deux nids identiques de type Janet reliés ensemble par un tube de 14 mm de diamètre. Le premier, renfermant la reine + 5 à 6 œufs + 3 Larves + une vingtaine d'ouvrières néonates de petite taille, est humide; l'autre, contenant les aliments, est sec. Le tube qui les relie, fermé par une fine toile métallique, permet seulement aux ouvrières d'avoir accès à la nourriture en traversant les trous du grillage. Le couvain, déjà réduit expérimentalement, disparaît à son tour, 2 à 7 jours, après le début des expériences, utilisé comme nourriture par la reine.

Les aliments, mis dans la boîte sèche, sont marqués par du  $^{14}\text{C}$ . Nous avons utilisé, tout d'abord, des graines de concombre *Cucumis sativus*, facilement décortiquables après trempage pendant 30 minutes dans de l'eau distillée. Les cotylédons sont incubés à l'obscurité dans 1 ml d'eau distillée contenant  $1\ \mu\text{C}$  (20 m $\mu$  moles) de 4 -  $^{14}\text{C}$  - ALA ou acide 4 -  $^{14}\text{C}$  - d - amino-lévuulinique, 50 mc/m-mole (produit obtenu de N.V. Phillips - Duphar, Amsterdam, Hollande). L'incubation dure 24 heures, après quoi, les cotylédons sont desséchés et présentés aux fourmis.

Ayant soupçonné le transport de fragments alimentaires vers la boîte humide à travers le grillage, nous avons répété nos expériences avec une pâtée humide faite d'amidon et d'eau distillée marquée par du  $^{14}\text{C}$  - Citrate Soude (de même provenance que l'ALA). La fluidité de la pâtée, conservée grâce à sa mise dans une petite cupule en aluminium, empêche son transport par-delà le grillage.

Pour montrer qu'il n'y a pas passage de nourriture des petites ouvrières vers leur mère, nous avons prélevé une petite ouvrière chaque jour et durant 5 jours à partir du 2<sup>e</sup> jour qui suit le début de l'expérience. Au bout d'une semaine la femelle elle-même est prélevée. Pour déterminer la quantité de la radio-activité incorporée, chaque individu subit tout d'abord un lavage dans du fluor à scintillation (Beckman, Fluoralloy, formule TLA N° 161233). Le liquide de lavage devient radioactif montrant qu'il y a une contamination externe de l'insecte. Ensuite chaque individu est écrasé dans 10 ml du même fluor à scintillation. Donc 2 mesures sont réalisées : une avant l'écrasement de la Fourmi, l'autre après.

Les résultats sont exprimés en D.P.M. (désintégrations par minute). Les fioles à scintillation sont comptées pour une minute en mode « autoenclenché » avec un compteur à scintillation liquide Beckman, modèle L.S. 100; c'est-à-dire qu'il y a une déduction automatique du bruit de fond indiqué par l'appareil. Les computations automatiques en D.P.M. sont données avec une probabilité statistique de  $\pm 20\%$  dans 95 % des cas.

Ces expériences ont été effectuées à l'Institut de Recherches Agronomiques de FANAR (près de Beyrouth) sur un élevage avec *Cucumis sativus* et 4 élevages avec de la pâtée d'amidon.

### Résultats.

Les résultats sont donnés dans le tableau IV. La contamination externe des tégments et des appendices est due au contact de la pâte alimentaire. Les femelles sont contaminées à leur tour par le contact des ouvrières. Le lavage des cadavres de reines n'élimine pas complètement la contamination, ce qui explique les valeurs de la dernière colonne. Pour les élevages n° 3, n° 4 et n° 5, nous avons utilisé comme liquide de lavage, un mélange de toluène, d'éthanol et d'eau qui semble être plus efficace. La contamination de la femelle du n° 1 étant légèrement plus élevée que les autres, nous avons soupçonné alors le transport de nourriture au-delà de la barrière grillagée par les ouvrières qui sont revenues du côté de la reine.

TABLEAU IV

Elevage n°	Jour	Contami- nation exter- ne de l'♀ en D.P.M.	Moyenne	Contami- nation inter- ne de l'♀ en D.P.M.	Moyenne	Contami- nation exter- ne de la ♀ en D.P.M.	Contami- nation interne de la ♀ en D.P.M.
1	1	98,4		602,3			
	2	105,2		640,5			
	3	130,2	112,9	593,2	611,9		
	4	108,6		630,2			
	5	122,3		592,4		40,5	12,8
2	1	98,2		704,4			
	2	115,4		697,3			
	3	107,3	106,7	703,2	702,8		
	4	96,5		718,1			
	5	119,1		691,4		38,1	5,2
3	1	150,5		650,0			
	2	164,1		638,2			
	3	148,2	152,4	643,3	653,9		
	4	143,4		667,9			
	5	156,2		670,2		29,3	3,5
4	1	165,1		632,3			
	2	173,2		598,7			
	3	163,4	165,1	654,0	633,7		
	4	172,4		635,6			
	5	151,6		648,3		18,2	0,49
5	1	131,2		718,7			
	2	145,6		711,3			
	3	148,3	140,7	725,3	713,1		
	4	156,4		706,4			
	5	122,1		704,2		23,4	1,4
Moyenne générale			135,5		664,4	29,9	4,6

En conclusion de ce qui précède il apparaît donc qu'il n'y ait pas de passage de nourriture dans le sens ouvrières-reines malgré l'influence incontestable qu'exerce la reine sur la vie de ses premières ouvrières.

### C. Influence de la reine sur le comportement et la vie des premières ouvrières.

Ayant observé, à maintes reprises et dans différents élevages, que les jeunes ouvrières ne peuvent pas survivre longtemps à la mort de leur mère, nous avons voulu trouver des preuves supplémentaires à ce phénomène et étudier ses causes et ses modalités. Voici l'exemple d'un élevage caractéristique :

*Elevage n° 69.40* : Une jeune colonie issue d'une reine ayant essaimé le 30 novembre 1969 est formée comme suit le 20 juin 1970 : Reine + 16 ouvrières + 28 œufs + 3 L<sub>1</sub> + 3 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>3</sub> + 10 L<sub>4</sub> + 8 N.

En cette date la reine est enlevée pour étudier son rythme de ponte en l'absence des ouvrières. Il y avait alors un boi alimentaire dans le nid.

Le 29-6, la composition de la colonie devient : 16 ouvrières + 2 cadavres d'ouvrières + 13 Nymphes + le reste du couvain.

Le 7-7, la structure de la société change : on a alors :

12 ouvrières vivantes + 12 cadavres + 6 L<sub>2</sub> ayant l'aspect des Larves d'hiver. Il n'y a plus de nymphes. Il n'y a pas de bol alimentaire.

Le 9-7, il ne reste plus que 2 ouvrières, mortes à leur tour le 11 juillet. L'oophagie et la larvophagie des ouvrières se sont manifestées après la disparition de la reine.

### Résultats.

Huit autres exemples donnent des résultats concordants. On peut résumer ainsi les données de ces élevages :

Chaque fois que dans un jeune élevage la reine disparaît, un changement à double aspect apparaît dans le comportement des ouvrières :

1. Elles ne préparent plus le bol alimentaire.
2. Elles s'adonnent à l'oophagie et à la larvophagie.

Comme conséquence à ce comportement, les ouvrières meurent après 3 ou 4 semaines.

### Conclusion.

Influencées par leur mère, les jeunes ouvrières préparent la nourriture et ne dévorent pas les œufs. Dès que la femelle disparaît, l'oophagie latente des jeunes ouvrières se manifeste. Donc la reine inhibe cette manifestation qui ne se déclenche qu'en dehors de sa présence.

Torossian (1966) montre pour *Dolichoderus quadripunctatus* que « la présence de la reine dans une colonie, modifie profondément le comportement des ouvrières à l'égard des œufs, puisque l'oophagie latente de ces dernières ne se manifeste pratiquement pas en sa présence ».

Est-ce que nous pouvons considérer ce changement dans le comportement des ouvrières, sous l'action de la reine, comme une manifestation d'un effet de groupe ? (Grassé 1952, 1958). En l'absence de la reine les jeunes ouvrières ne sont plus stimulées à préparer la nourriture et elles dépérissent après avoir dévoré le couvain. Dans tous les élevages étudiés les conditions expérimentales sont identiques au point de vue humidité, température et espace offert. Il faut donc voir ici une action directe de la présence de la reine. Par quel mécanisme agit cette action ?

On peut exclure le mécanisme visuel car le nid est à l'obscurité. Est-ce un mécanisme olfactif ? Nous pensons que non, car dans un élevage contenant un cadavre de reine, l'odeur du cadavre aurait modifié les résultats. On aurait dû avoir recours à plusieurs expériences dans ce domaine pour mieux affirmer l'absence du mécanisme olfactif. Il nous reste donc à penser à l'influence des perceptions antennaires puisqu'on doit exclure les échanges de nourriture et les nombreuses stimulations sensorielles qui les accompagnent et dont parle Le Masne (1951).

Maintenant que les rapports entre une reine et ses ouvrières-filles commencent à se dessiner plus clairement, il serait alors intéressant de voir les relations de la fondatrice avec des ouvrières étrangères.

#### D. Adoption réciproque entre fondatrice et ouvrières étrangères.

On a relaté plus haut le cas de plusieurs jeunes fondatrices condamnées à disparaître parce que les premières ouvrières ne préparent pas la nourriture ; la reine subsiste par oophagie puis ne tarde pas à mourir.

Nous avons réalisé une série d'expériences visant à faire adopter par la reine, des ouvrières provenant d'autres élevages. Puis on a étendu ces expériences pour étudier le problème de l'adoption en général.

Nous ne pouvons pas prétendre que dans la nature où la jeune fondatrice est claustrée, l'occasion d'une fusion avec des ouvrières étrangères soit un phénomène commun. Pour cela nous avons essayé, dans les expériences décrites ci-après, de *faire adopter une femelle essaimante* par des ouvrières *avant* la claustration.

Dans le genre *Cremastogaster*, Soulié (1962) a montré que la plupart des colonies sont habituellement fondées par bouturage, suivi de l'adoption d'une femelle essaimante. Bodenheimer et Klein (1930) supposent que la fondation chez les *Messor* du groupe *semirufus* s'effectue selon le même mode décrit chez *Cremastogaster* ; nous avons voulu nous en assurer.

#### *Expériences d'adoption d'une femelle essaimante.*

Nous disposons de 15 lots d'ouvrières orphelines provenant d'une fourmilière de *M. ebeninus* déterrée dans les jardins de la Faculté Française de Médecine le 6 juillet 1970 et de 5 autres lots formés d'ouvrières jeunes prélevées de différents élevages de 1968. Chaque lot vit dans un nid Janet relié à une grande boîte servant de champ trophique.

Le 8 novembre 1970, l'effectif de ces lot varie entre 7 et 62 individus. Nous déposons le 9 novembre dans chaque champ trophique une reine essaimante capturée après un vol nuptial ayant eu lieu la veille à Tyr. Après avoir exploré les lieux, la femelle rencontre quelques ouvrières. Un contact antennal s'établit suivi rapidement par des coups de mandibules adressés par les ouvrières contre les antennes, les pattes et le pédoncule de la reine qui essaye, sans trop réussir, de se dégager et de prendre la fuite pour tomber sur d'autres ouvrières pas moins clémentes. La femelle désaillée ne tarde pas à succomber, massacrée par ses assaillantes. Parfois la femelle, après avoir erré pendant des heures dans le champ trophique, pénètre dans le nid où une agressivité exaspérante la reçoit.



Dans les vingt cas cités, la reine fécondée est massacrée dans les quelques minutes qui suivirent sa découverte par les ouvrières.

Nous avons répété ces expériences 8 fois avec *Messor intermedius* et 10 fois avec *Messor semirufus*. Aucune fois les ouvrières dopèrent une femelle essaimante.

L'échec de l'adoption d'une femelle juste après le vol nuptial confirme que la fondation est strictement du type indépendant réalisée par la femelle isolée.

Pour terminer cette étude une question reste à élucider : y a-t-il possibilité de fusion entre ouvrières orphelines et reine essaimante habitant le même nid Janet mais séparées par une cloison grillagée ?

A la suite d'un vol nuptial, une femelle essaimante est emprisonnée dans un tube grillagé. Elle est présentée à des ouvrières orphelines depuis 3 mois au moins. Six expériences identiques sont effectuées avec 15, 20, 30, 45, 60 et 100 ouvrières. Le tube grillagé est un cylindre ayant 5 cm de haut et 1,8 cm de diamètre de base. Il est formé entièrement d'une toile métallique dont les mailles permettent les échanges antennaires et olfactifs entre les ouvrières et la femelle essaimante. Le tube est déposé dans la boîte sèche servant de champ trophique aux nids Janet. Il attire les ouvrières qui essayent de parvenir à la reine.

Les expériences débutent le 18-11-71 après essaimages importants observés à la Station Badaro et aux alentours de la Faculté des Sciences à Hadeth (Sud-est de Beyrouth).

Dix jours après (le 28-11-71), on fait sortir la femelle du tube grillagé et on la libère dans le nid. Dans les 6 expériences réalisées, les ouvrières l'attaquent et la tuent montrant une fois de plus que la fondation est strictement indépendante.

### Conclusions.

Des expériences réalisées sur l'adoption on dégage les points remarquables suivants :

1. L'hostilité est réciproque entre reine ayant déjà pondu et ouvrières prélevées d'une colonie plus ou moins prospère. Après des combats meurtriers, l'hostilité va en décroissant de part et d'autre. Cette régression de l'hostilité semble être favorisée par 3 facteurs :
  - a - Nombre réduit des ouvrières ayant échappé aux premières attaques de la reine.
  - b - Présence de larves qui attirent les soins des occupants du nid.
  - c - Préparation de boulettes alimentaires par les ouvrières desquelles profite la reine.
2. Nous pensons que lorsque les ouvrières sont jeunes et leur nombre variant entre 1 et 4, l'adoption est plus rapide.

3. Une femelle n'ayant pas encore pondu est passive : elle subit les attaques des ouvrières sans se défendre. Elle modifie son comportement après la ponte et attaque les ouvrières étrangères.
4. Les femelles qui viennent d'essaimer sont massacrées par les ouvrières qui les rencontrent confirmant par là que la *fondation est strictement indépendante*, étant réalisée par la femelle solitaire.
5. Les autres *Messor* du groupe *semirufus* expérimentées, se comportent de ce point de vue comme *M. ebeninus*.

#### E. Influence des ouvrières sur la reine.

##### a) La longévité et l'influence des ouvrières sur la vie de la reine fécondée.

On vient de voir que la reine fécondée influence par sa présence le comportement des ouvrières. Celles-ci, à leur tour, influencent aussi la vie et la fécondité de la reine. Mais avant de traiter ce problème, étudions un peu la longévité des ouvrières et des femelles en général.

Nous avons vu au chapitre précédent que les femelles non fécondées ont souvent une vie inférieure à une année. Rares sont celles qui, en élevage, ont franchi la fin du premier été.

Les ouvrières franchissent couramment deux étés parfois trois. Les plus âgées meurent et sont remplacées progressivement par de nouvelles ouvrières plus nombreuses comme on le verra plus bas.

La reine fécondée la plus âgée que nous ayons dans nos élevages est encore vivante en février 1972. Elle fut capturée à Boura (Station Badaro - Beyrouth) juste après le vol nuptial du 9 décembre 1966 et a dû éclore en septembre 1966. La société qu'elle a formée, composée actuellement (septembre 1971) de 1.450 à 1.500 ouvrières, est considérée comme un élevage témoin et n'a été soumise à aucune expérience. Nous pensons que dans la nature la longévité des reines doit être supérieure à ce que nous avons observé dans nos élevages car les conditions expérimentales ne sont jamais rigoureusement identiques à celles du milieu naturel.

Nous avons à maintes reprises observé que la reine vit plus longtemps que les ouvrières dont la population est dans un continuel changement. Mais le point essentiel qui a surtout retenu notre attention est que la reine fécondée ne parvient pas à vivre sans les ouvrières.

D'ailleurs les rapports des ouvrières avec la reine fécondée ne se limitent pas à leur influence sur sa vie mais aussi sur sa fécondité.

##### *Que se passe-t-il si l'on isole une reine de ses ouvrières ?*

On a eu à plusieurs reprises l'occasion de voir une reine mourir lorsque pour une raison ou pour une autre ses ouvrières-filles disparaissent. Voici un exemple qui le prouve :

Un jeune élevage (n° 69.40) obtenu à partir d'une fondatrice ayant essaimé le 30 novembre 1969 est composé comme suit le 20 juin 70 : Reine + 16 ouvrières + 28 œufs + 3 L<sub>1</sub> + 3 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>3</sub> + 10 L<sub>4</sub> + 9 Nymphes. En cette date, nous prélevons la reine pour l'isoler dans un nid Janet. Deux jours après elle porte 4 œufs, le 27 juin il y a déjà 27 œufs, le 29 juin aussi ; le 7 juillet on dénombre : 25 œufs + 12 L<sub>1</sub> ; le 22 juillet il n'y a plus que 2 œufs et 4 larves chétives. Les graines qu'on a pris soin d'ajouter dès le début de l'expérience ne sont pas touchées. La reine est morte le 29 juillet après avoir survécu en solitaire 39 jours.

Cette expérience, comme 4 autres élevages identiques, ont toutes donné des résultats concordants : *une jeune reine meurt lorsqu'elle est isolée de sa société au début du premier été qui suit son essaimage.*

Élevage n° 67.01 provenant d'une femelle ayant essaimé le 9 décembre 1967. La colonie, formée d'une cinquantaine d'ouvrières, a servi à partir du 4 mai 1969, à l'étude des expériences sur l'excavation du nid (Tohmé 1972). Nous rappelons que le dispositif expérimental est formé d'un nid Janet relié à un tube vertical rempli de sable et plongeant dans du plâtre humide servant d'équivalent à une nappe phréatique. Les ouvrières parviennent à trouser le plâtre sans que l'on s'en rende compte car l'orifice était caché par le sable et échappèrent avec le couvain. La reine récupérée toute seule est remise dans son nid sans ouvrières le 18-6-69. Elle meurt le 4 août 69 après avoir pondu 36 œufs le 11 juillet.

*Donc une reine âgée de 2 ans meurt en l'absence des ouvrières et ne parvient pas à fonder toute seule une nouvelle société.*

#### *Conclusion.*

1. La fécondation a une influence bénéfique sur la vie des femelles puisque *celles qui sont fécondées vivent plus longtemps que celles qui ne le sont pas.*
2. *La vie de la reine est indépendante de ses ouvrières-fillels.* Lorsqu'elle en est séparée, la reine augmente son rythme de ponte, vit d'oophagie mais ne tarde pas à mourir après une quarantaine de jours en moyenne. Parfois les œufs évoluent en larves mais nous pensons que si ces dernières ne se développent pas en nymphes c'est parce qu'elles sont consommées à leur tour.

Dans aucun cas une femelle fondatrice prélevée d'une société ne parvient à fonder de nouveau une autre société, que cette reine soit dans sa première année de fondation, dans sa 2<sup>e</sup> ou dans sa 3<sup>e</sup> année.

#### *b - Les ouvrières et la fécondité de la reine.*

##### *Généralités.*

Pour la reine essaimante de *M. ebeninus* on a vu que la ponte commence au sortir de l'hibernation naturelle vers la fin de février ou au début de mars.

Dans nos élevages expérimentaux âgés d'un à cinq ans et formés d'une reine et de ses ouvrières-filles, on rencontre des œufs, d'une manière générale entre le début de mars et la fin de novembre et exceptionnellement les dix derniers jours de février et les dix premiers jours de décembre.

Rappelons que les œufs de reine ressemblent morphologiquement aux œufs d'ouvrières et que seule une étude biométrique permet de certifier si, dans une fourmilière où la reine est présente, les œufs qu'on trouve sont des œufs émis par la reine qui conséquemment inhibe par sa présence la ponte des ouvrières.

#### *Méthode utilisée :*

Pour estimer la fécondité d'une reine il est courant de compter les œufs présents dans sa société car elle en constitue le seul individu pondeur.

L'expérience nous ayant appris que les anesthésies répétées au CO<sub>2</sub> modifient le comportement des Fourmis et plus particulièrement influencent la ponte de la reine, nous avons préféré réaliser nos observations, une fois chaque 2 jours, sans aucune intervention chimique ou manuelle. Une loupe binoculaire peut être déplacée au-dessus des nids sans trop les manipuler et sans prélever les œufs. La lumière de la lampe qui accompagne la loupe ne perturbe pas la vie de la colonie et permet d'obtenir une bonne visibilité. Cette méthode, quoique longue, est pourtant préférée car elle ne modifie pas la suite du développement de la société.

Nos observations sont réalisées sur les élevages suivants : 10 élevages âgés d'un an ; 10 élevages âgés de 2 ans ; 10 élevages âgés de 3 ans ; 4 élevages âgés de 4 ans ; 1 élevage âgé de 5 ans.

Chacun de ces nids expérimentaux est élevé dans des conditions de milieu identiques, très proches de celles du milieu naturel, recevant une alimentation abondante formée de grains variés (température variant entre 14° et 25 °C : millet, sorgho, lin... Nous considérons ces élevages comme des nids témoins car ils ne subissent aucune expérimentation perturbatrice.

Chaque saison (depuis fin février jusqu'au début décembre), les divers relevés effectués pour dénombrer les œufs permettent d'établir pour chaque élevage un graphique de la ponte. La courbe de chaque graphique passe par un sommet correspondant au nombre maximum d'œufs observés.

Rappelons cependant que la reine pratique l'oophagie pour survivre surtout au cours de la première année de la fondation avant la préparation des aliments par les ouvrières. Les œufs dénombrés alors ne donnent pas une idée exacte des œufs pondus dont une proportion inconnue est dévorée. Nous avons pensé, pour mieux exprimer la fécon-

dité d'une reine au cours d'une saison déterminée, utiliser comme critère le nombre maximum d'œufs. D'une année à l'autre on peut comparer pour une même société les variations de ce nombre comme on peut comparer la fécondité de plusieurs sociétés au cours d'une même année.

*Caractéristiques de la ponte de la reine.*

Les résultats, du nombre maximum d'œufs et du nombre maximum d'ouvrières de chacun des nids témoins, sont donnés dans les tableaux V, VI, VII et VIII correspondant respectivement aux élevages âgés d'un an, de 2 ans, de 3 ans et de 4 ans. Le nid témoin le plus âgé (élevage n° 66.08) provient d'une femelle essaimante capturée le 9 décembre 1966 dans la Station Badaro - Beyrouth (Boura). Les nombres représentant le maximum d'œufs et le maximum d'ouvrières, vers la mi-septembre de 1971, sont respectivement de 350 œufs et de 1.450 ouvrières approximativement.

Dans le but de trouver une corrélation éventuelle entre la fécondité de la reine et le nombre d'ouvrières-filles qui l'accompagnent, nous avons caractérisé les élevages d'un même âge par la valeur du rapport existant entre la somme des nombres maxima d'ouvrières au cours d'une saison et la somme des nombres maxima d'œufs au cours de la même saison.

Rappelons que le nombre d'ouvrières va en croissant depuis le début de juin jusqu'à la fin de novembre où il atteint son maximum avant l'hibernation ; le nombre d'œufs présents dans la société, varie selon les divers mois de l'année et selon l'âge des nids. D'une manière générale, le nombre d'œufs va en augmentant jusqu'à l'apparition des larves où il commence à baisser.

TABLEAU V

*Elevages de 1<sup>re</sup> année*

N° de l'élevage	Nombre maximum d'œufs	Nombre maxim. d'ouvrières
1	26	15
2	32	26
3	23	16
4	16	13
5	12	12
6	21	26
7	17	21
8	14	8
9	24	20
10	22	16
Moyenne	20,8	17,3

Somme des nombres maxima d'ouvrières

Somme des nombres maxima d'œufs = 0,831

Le coefficient de corrélation des couples est  $r = 0,65$ .

TABLEAU VI

*Elevages âgés de 2 ans*

N° de l'élevage	Nombre maximum d'œufs	Nombre maxim. d'ouvrières
1	35	61
2	18	43
3	22	42
4	42	69
5	38	60
6	18	40
7	41	71
8	37	58
9	16	36
10	37	52
Moyenne	30,4	53,2

Somme des nombres maxima d'ouvrières

= 1,75

Somme des nombres maxima d'œufs

Coefficient de corrélation des données du graphique (couples de caractères)

 $r = 0,94$ 

Pour caractériser encore mieux la ponte de la reine au cours d'une même année et montrer les relations de cette ponte avec le nombre des ouvrières, nous avons représenté graphiquement les deux caractères : nombre maximum d'œufs en abscisse et nombre maximum d'ouvrières en ordonnée. Les 3 graphiques des figures 10, 11, 12 correspondant aux trois premières années d'élevage, montrent une certaine corrélation entre les caractères mentionnés. Nous n'avons pas représenté graphiquement les élevages âgés de 4 ans car leur nombre est réduit, ce qui ne nous permet pas d'avoir une idée nette de cette représentation.

TABLEAU VII

*Elevages âgés de 3 ans*

N° de l'élevage	Nombre maximum d'œufs	Nombre maxim. d'ouvrières
1	78	221
2	57	184
3	73	93
4	106	246
5	68	135
6	101	253
7	71	147
8	112	308
9	92	258
10	98	275
Moyenne	85,6	212,0

Somme des nombres maxima d'ouvrières

= 2,476

Somme des nombres maxima d'œufs

Coefficient de corrélation des données du graphique (couples de caractères)

 $r = 0,82$

TABLEAU VIII

*Elevages de 4 ans*

N° de l'élevage	Nombre maximum d'œufs	Nombre maxim. d'ouvrières
1	180	680
2	230	735
3	195	805
4	175	690
Moyenne	195	727,5

Total des nombres maxima d'ouvrières

Total des nombres maxima d'œufs = 3,730

Coefficient de corrélation,  $r = 0,41$ *Interprétation des graphiques.*

En examinant les 3 graphiques des figures 10, 11 et 12, on voit d'après la répartition des points en nuage serré que plus le nombre d'ouvrières est élevé, plus la ponte de la reine est importante. *Donc le groupement a une action sur la fécondité de la reine.*

*Interprétation statistique.*

Etant donné le petit nombre des couples de valeurs ( $\approx 10$ ) seuls les coefficients de corrélation supérieurs à  $\pm 0,7$  sont significatifs.

Nous avons représenté dans les figures 6 à 9 les différents coefficients de corrélation. Leur examen nous révèle les points suivants :

— La corrélation entre les ouvrières de la première génération et le nombre maximum d'œufs au cours de la première année est égale à 0,65. Statistiquement, cette valeur est non significative. Mais nous devons prendre ici en considération le fait qu'une grande partie des œufs est dévorée avant l'apparition des ouvrières ce qui fausse les résultats et nous incite à ne pas trop accorder d'importance à la valeur de  $r$  dans ce cas qui reste quand même assez proche de la limite 0,7.

— Pour les résultats de la 2<sup>e</sup> et de la 3<sup>e</sup> année, les valeurs respectives de  $r$  sont hautement significatives.

— Pour la figure 9 où nous n'avons que 4 élevages, la valeur de  $r = 0,41$  ne nous permet pas de tirer une conclusion exacte.

Pour voir plus net et nous permettre de tirer des conclusions exactes, nous avons récapitulé les résultats des cinq années dans le tableau de la figure B.

Ce tableau montre la progression numérique du nombre maximum d'œufs et du nombre maximum d'ouvrières au cours de 5 ans. Le coefficient de corrélation entre les 2 couples : 1) moyenne du nombre maximum des œufs et 2) rapport du nombre maximum d'ouvrières sur nombre maximum d'œufs est égal à :  $r = 0,92$ .

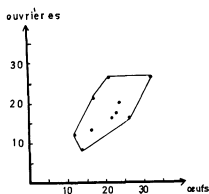


Fig. 2

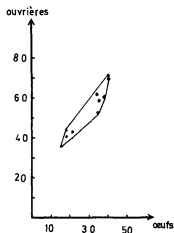


Fig. 3

Fig. 2. — Corrélation entre le nombre maximum d'ouvrières et le nombre maximum d'œufs. 10 colonies âgées d'un an.

Fig. 3. — Corrélation entre le nombre maximum d'ouvrières et le nombre maximum d'œufs. 10 colonies âgées de 2 ans.

Fig. 4. — Corrélation entre le nombre maximum d'ouvrières et le nombre maximum d'œufs, sur 10 colonies âgées de 3 ans.

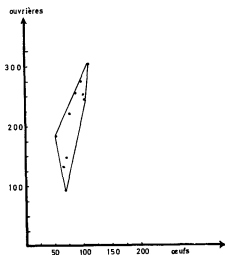


Fig. 4

Le coefficient de corrélation entre les 2 couples : 1) moyenne du nombre maximum d'ouvrières et 2) rapport du nombre maximum d'ouvrières sur nombre maximum d'œufs est égal à  $r = 0,90$ .

Dans les 2 cas ces coefficients sont significatifs, ce qui veut dire que la fécondité de la reine augmente sous l'action de la progression numérique des ouvrières.



D'ailleurs si nous représentons sur le même graphique (fig. 5) en nombre maximum d'œufs  
 abscisse les valeurs du rapport  $\frac{\text{nombre d'ouvrières}}{\text{nombre maximum d'œufs}}$

TABLEAU IX  
 RECAPITULATIF

Age	Nombre de nids observés	Moyenne du N. Max. d'œufs	Extrêmes	Moyenne du N. Max. d'ouvrières	Extrêmes	$\frac{qq}{ww}$
1	10	20,8	32- 12	17,3	26- 8	0,831
2	10	30,4	42- 16	53,2	71- 36	1,750
3	10	85,6	112- 57	212	303- 93	2,476
4	4	195	230-175	727,5	805-680	3,730
5	1	350		1 450		4,142

et en ordonnée les nombres correspondants d'ouvrières, nous obtenons une courbe montrant cette corrélation.

Si nous rectifions légèrement cette courbe, la meilleure équation qu'on obtient est de la forme  $y = x^{5,3}$ .

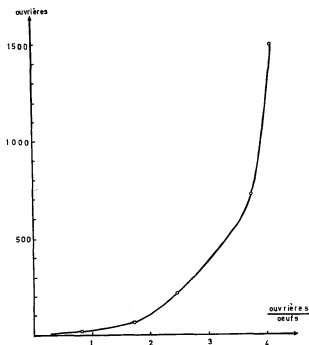


Fig. 5. — Courbe représentative de la forme  $y = x^{5,3}$ .  
 nombre maximum d'œufs

En abscisse :  $\frac{\text{nombre d'ouvrières}}{\text{nombre maximum d'œufs}}$  pour 5 ans d'élevage.

En ordonnée : nombre d'ouvrières.

*Conclusion et discussion.*

On voit de l'ensemble des résultats que la fécondité de la reine augmente sous l'effet de l'action du groupe tel qu'elle est définie par Grassé (1952 et 1958).

Par là nous nous rapprochons des résultats obtenus par plusieurs auteurs.

Par exemple : M.V. Brian (1950) montre que chez *Myrmica rubra* le nombre des larves augmente avec le nombre des ouvrières. Stumper (1962) démontre que le groupement entre femelles de *Camponotus vagus* favorise beaucoup la ponte.

Michener (1964) établit, chiffres à l'appui, pour les Sociétés d'Hyménoptères qu'il étudie, un rapport entre la taille de la société (nombre de femelles adultes) et le pouvoir reproducteur.

Passera (1969) dit que la baisse de la fécondité individuelle des reines dans les sociétés polygynes pures de *Plagiolepis pygmaea* est due à la compétition pour l'accès à la nourriture (par l'intermédiaire des échanges trophallactiques avec les ouvrières).

Quel serait le déterminisme de cet effet de groupe dans la société de *Messor ebeninus* ?

L'augmentation du taux de la fécondité est-elle due à l'une des trois causes suivantes :

- 1° Oophagie en baisse de la reine.
- 2° Nourriture plus abondante.
- 3° Stimulations sensorielles spécifiques qu'exercent les ouvrières sur la reine.

Nous pensons que les 2 premières causes sont liées l'une à l'autre, car la progression numérique des ouvrières fait augmenter la quantité de la nourriture qu'elles préparent. La reine disposant alors de boulettes alimentaires en abondance semble abandonner l'oophagie.

Les stimulations sensorielles qu'exercent les ouvrières sont réduites au léchage, puisqu'il n'y a pas d'échanges trophallactiques, et aux contacts antennaires.

*Conclusion.*

a — Les premières ouvrières, aussitôt écloses, ramassent et préparent les graines. Dans certains cas (manque de graines, retard dans l'apparition des premières ouvrières, etc...), la nourriture n'est pas préparée. La reine devient alors agressive, détruit les larves, les nymphes et massacre même les ouvrières.

Donc la société est fondée par la femelle isolée indépendamment de toute aide étrangère. Cependant le secours des premières ouvrières néoformées est nécessaire pour la bonne réussite de la fondation et pour la survie de la reine.

En effet, ces ouvrières qui ne pratiquent pas avec la reine des échanges alimentaires, s'activent à s'approvisionner en graines et à les préparer. Leur influence sur la vie de la reine est incontestable.

Inversement si la reine meurt, les premières ouvrières de la première génération meurent à leur tour montrant par là les liens étroits existant entre la reine et ses ouvrières-filles. De plus, en présence de la reine, les ouvrières ne dévorent pas les œufs mais en son absence leur oophagie latente se manifeste.

*b* — Les relations de la femelle fécondée avec des ouvrières étrangères se présentent de la manière suivante :

— La femelle essaimante est massacrée par les ouvrières qu'elle rencontre sans qu'elle ne manifeste de résistance confirmant par là chez les *Messor*,

1. l'absence de fondation par adoption ou fondation dépendante,
2. la passivité des femelles qui n'ont pas encore pondu.

— Dans le cas où il y a eu adoption réciproque et rapide entre ouvrières et femelle fécondée, on remarque que :

1. la femelle a au moins déjà pondu,
2. les ouvrières sont jeunes et peu nombreuses (1 à 4 ouvrières),
3. les larves et les boulettes alimentaires présentes exercent une attraction sur les individus en présence.

*c* — La fécondité de la reine augmente d'une année à l'autre avec la progression numérique des ouvrières offrant par là un très bel exemple de l'action de l'effet de groupe.

## CHAPITRE 4

### ETUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTION DE CERTAINS FACTEURS DU MILIEU

Certains facteurs du milieu où vivent les moissonneuses tels que vent, pluie, humidité atmosphérique, rosée, température, lumière, etc... ont été étudiés par Bodenheimer et Kein (1930) sur les *Messor* du groupe *semirufus*, par Delage (1967) sur *M. capitatus* et par Délye (1968) sur les *Messor* du désert.

Nous croyons cependant qu'il serait utile de préciser certains points concernant l'action de la température et de l'alimentation sur la ponte, sur le cycle biologique de nos fourmis et sur l'apparition des ouvrières de différentes tailles.

#### 1. ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

La température a une action double sur la vie des Fourmis, elle influence leur activité à l'extérieur du terrier et agit sur le cycle biologique de la reine et de sa société.

A — *Influence de la température sur l'activité des ouvrières à l'extérieur du nid.*

Nous avons déjà étudié le rôle de la température dans l'activité journalière et annuelle de *M. ebeninus*. Il nous reste à déterminer l'optimum thermique et les températures létales de cette Fourmi.

1. *Détermination de l'optimum thermique.*

Du point de vue comportemental, nous appelons optimum thermique la température à laquelle on trouve le maximum d'ouvrières actives en dehors du nid.

Pour évaluer l'optimum thermique, la méthode classique consiste à compter durant 10 minutes le nombre d'ouvrières passant devant un repère fixe placé sur le parcours des Fourmis à 50 cm de la sortie d'une fourmilière avant la dispersion de la colonne de récolte. En même temps on mesure la température moyenne au sol durant le comptage.

En date du 6 avril 1967 et des 25 jours suivants, 480 relevés sont réalisés sur une même fourmilière observée dans les Jardins de la Faculté Française de Médecine à Beyrouth. Ils ont montré que l'optimum thermique pour l'activité de *M. ebeninus* se situe autour de 22 °C.

Ayant voulu vérifier si l'on trouve la même valeur dans les élevages expérimentaux, nous avons réalisé l'expérience suivante :

Le tube de circulation joignant un nid Janet à un champ trophoporique passe devant la cellule photoélectrique d'un actographe. Dans la construction de cet appareil on s'est inspiré du travail de Ledoux, Torossian et Bastien (1962) (1). Dans le nid Janet vit une société entière comprenant en plus de la reine et du couvain 200 ouvrières approximativement. Le nid et le champ trophoporique ont la même température que celle du moment sous abri : novembre : 12-26 °C ; décembre : 12-22 °C ; avril : 12-32 °C ; août-septembre : 18-32 °C.

Pour différentes températures du milieu, le compteur marque le nombre de Fourmis qui sortent du nid ou qui y rentrent pendant 15 minutes. Les observations sont réalisées au cours de novembre 1969, décembre 1969, avril 1970 et 10 août - 10 septembre 1970.

Nous avons réalisé 20 enregistrements au moins pour chaque tranche de 2 °C, en prenant chaque fois en considération le fait suivant : la température qui précède l'enregistrement ne varie pas au cours d'une heure au moins et elle est égale à celle de la période d'enregistrement. En groupant les résultats et en comparant les moyennes obtenues au cours d'un mois déterminé, on a établi le tableau X.

(1) Nous tenons ici à remercier le Laboratoire de Biophysique de la Faculté Française de Médecine de Beyrouth pour la réalisation de cet actographe.

TABLEAU X

Moyenne de la circulation en 15 minutes

t°	Novembre 69	Décembre 69	Avril 70	Août-Sept. 70	
12-14	4	0	10	non	enregistrée
14-16	5	0	23	»	»
16-18	47	26	56	»	»
18-20	58	33	147		182
20-22	80	112	168		220
22-24	102	non enregistrée	263		302
24-26	93	»	209		110
26-28	non enregistrée	»	176		68
28-30	»	»	180		24
30-32	»	»	162		22

*Remarques :*

1. Il n'y a pas eu d'enregistrements d'activité pour les températures supérieures à 24 °C en novembre 1969 et supérieures à 22 °C en décembre 1969.

2. De même l'activité n'a pas été enregistrée pour les températures inférieures à 18 °C en août-septembre 1970.

*Analyse des résultats :*

L'examen des données du tableau montre :

1. L'optimum thermique moyen pour les mois d'avril, d'août et de novembre est autour de 22 °C.

2. L'activité de *M. ebeninus* va en croissant avec l'augmentation de la température jusqu'à atteindre l'optimum thermique ; puis elle diminue pour les températures plus élevées. Nous voyons par là que l'activité dépend de la température.

3. En comparant les résultats des divers mois où les mesures sont réalisées, on voit que l'activité est différente entre novembre et avril pour les mêmes températures.

Nous avons répété ces expériences 4 fois avec une même société artificielle en novembre 1969, en mars, en avril et en mai 1970. Des résultats concordants avec ceux des expériences décrites plus haut ont confirmé que l'activité des fourmis au courant des mois froids n'est pas toujours comparable à l'activité des fourmis au courant des mois chauds ; surtout lorsqu'on considère cette activité par rapport à des températures égales. En d'autres termes, l'activité des Fourmis au courant des différentes périodes de l'année n'est pas toujours la même lorsque les conditions externes telles que température du nid et nourriture sont identiques. Nous devons prendre en considération aussi la température précédant la mise en expérience et dont l'influence continue longtemps à agir. Les températures du début de l'automne sont supérieures à celles du début du printemps et malgré cela l'activité

n'est pas uniquement sous la dépendance des facteurs externes, mais aussi et surtout elle obéit à des impulsions internes, relevant de l'état physiologique de l'Insecte.

## 2. Détermination des températures létales.

Dans les essais préliminaires réalisés avant l'étude du thermo-préférendum, nous avons pu constater que les fourmis se déplacent dans le gradient thermique entre les 2 limites de  $\pm 10^{\circ}$  et de  $35^{\circ}\text{C}$  avant de trouver la zone de neutralité thermique. Nous avons remarqué aussi que certaines Fourmis qui franchissent la limite de  $10^{\circ}\text{C}$  vers des températures inférieures s'engourdissent généralement et meurent après un temps plus ou moins long. D'autres fourmis en s'aventurant dans les zones placées au-delà de  $35^{\circ}\text{C}$  accélèrent leur course et meurent parfois si elles ne parviennent pas à revenir sur leurs pas à temps.

Ces observations nous ont amené à chercher les températures qui provoquent la mort de nos Fourmis. Dans cette recherche nous avons suivi Ledoux (1967) dans son étude sur *Aphaenogaster senilis*. En même temps nous avons essayé de trouver si les différentes sous-castes d'ouvrières offrent la même résistance aux températures extrêmes inférieures à  $10^{\circ}\text{C}$  ou supérieures à  $40^{\circ}\text{C}$ .

### a) Températures létales inférieures.

Des lots de 50 ouvrières de taille homogène, vivant dans des nids Janet, sont placés dans des réfrigérateurs à absorption dont la température est réglée par des thermostats précis.

Les ouvrières sont capturées à la sortie d'une fourmilière de Boura (Station Badaro - Beyrouth) au début de mars 1970; 6.500 individus sont dénombrés et séparés en trois catégories de taille : minor entre 4 et 5 mm ; media entre 5,5 et 7,5 mm et major supérieure à 8 mm. Après un séjour de 2 à 3 semaines au Laboratoire, les lots de 50 individus sont formés. Trois lots de chaque catégorie sont gardés comme témoins à la température ambiante ( $10$  à  $20^{\circ}\text{C}$ ), les autres sont soumis à l'expérience.

### Marche de l'expérience :

Ayant remarqué que nos Fourmis sont presque immobiles entre  $10$  et  $13^{\circ}\text{C}$ , l'expérience se déroule en quatre étapes au cours desquelles les Insectes sont soumis aux températures de  $7^{\circ}$ , de  $5^{\circ}$ , de  $2^{\circ}$  et de  $0^{\circ}\text{C}$ . Pour chaque étape on utilise 5 lots de major, 5 lots de media et 10 lots de minor. Pour les températures de  $7$  et de  $5^{\circ}\text{C}$ , les différents nids sont retirés du réfrigérateur une fois chaque 24 heures et sont placés à la température du Laboratoire ( $18$  à  $20^{\circ}\text{C}$ ), le temps que nos Fourmis se réveillent. Après avoir dénombré les cadavres, les nids sont remis au réfrigérateur.

Nous faisons la même chose pour les lots soumis aux autres températures sauf que pour 2 °C les nids sont inventoriés la première fois, 6 heures après le début de l'expérience, ensuite une fois chaque 24 heures. Pour les lots exposés à 0°, l'inventaire des nids s'effectue chaque 4 heures. Les moyennes des résultats sont exposées dans le tableau XI.

TABLEAU XI

Les durées moyennes de la résistance au froid chez 50 ouvrières  
Les explications sont dans le texte

1<sup>re</sup> étape : 7 °C ; début de l'expérience : 20-3-70.

Mortalité	Major	Media	Minor
10 %	16 jours	15 jours	4 jours
50 %	59 jours	29 jours	25 jours
100 %	91 jours	78 jours	80 jours

2<sup>e</sup> étape : 50 °C ; début de l'expérience : 25-3-70.

Mortalité	Major	Media	Minor
10 %	1 jour	1 jour	1 jour
50 %	17 jours	16 jours	10 jours
100 %	56 jours	52 jours	36 jours

3<sup>e</sup> étape : 2 °C ; début de l'expérience : 22-4-70.

Mortalité	Major	Media	Minor
10 %	6 heures	6 heures	6 heures
50 %	5 jours	4 jours	3 jours
100 %	47 jours	38 jours	16 jours

4<sup>e</sup> étape : 0 °C ; début de l'expérience : 20-4-70.

Mortalité	Major	Media	Minor
10 %	4 heures	4 heures	4 heures
50 %	3 heures	8 heures	8 heures
100 %	2 jours	2 jours	24 heures

### *Interprétation des résultats.*

L'examen de l'ensemble des résultats montre :

1. *Les ouvrières major semblent présenter une meilleure résistance au froid que les ouvrières media et minor.* Comment peut-on expliquer ce phénomène ? On ne peut dire que les ouvrières de petite taille sont plus âgées que leurs sœurs de grande taille, parce que toutes les Fourmis sont capturées en dehors du nid. On admet que les jeunes ouvrières ne sortent guère.

On peut avancer que les Fourmis de petite taille présentent une surface corporelle relativement plus grande que celle des ouvrières de grande taille ; il en résulte que les ouvrières minor perdent plus de chaleur que les ouvrières major. Il aurait été souhaitable d'utiliser comme Délye (1968) un thermocouple à soudure très fine pour mesurer la température interne des ouvrières expérimentées.

2. L'activité des Fourmis vers 8 °C se traduit par la décortication de toutes les graines offertes et par le creusement aboutissant à la perforation du nid. Ayant remarqué que pour des températures inférieures à 8 °C ou allant de 10 à 14 °C, les ouvrières sont plutôt assoupies, nous pensons que la suractivation des ouvrières vers 8° serait due à un phénomène semblable au « cycle de Lammert » observé chez les Abeilles et cité par Bernard (1951 B). Les expériences doivent être poussées dans ce sens chez les *Messor* et chez d'autres fourmis. Cette activité qui se manifeste vers 8 °C nous fait croire aussi que l'hibernation est très relative chez *M. ebeninus*. (Bien qu'il n'y ait pas de ponte, une certaine activité cependant apparaît).

3. La résistance des Fourmis expérimentées au froid n'est pas due à une question d'accoutumance, car tous les individus sont transportés directement et sans transition de la température du milieu ambiant (16° à 20 °C) à celle de l'expérience.

4. La température dans le sol entre 50 cm et 100 cm de profondeur de la région sablonneuse de la côte libanaise ne s'abaisse jamais à des valeurs inférieures à 8 °C ce qui contribue à expliquer la propagation de cette espèce sur la côte à climat clément et son absence dans les régions montagneuses du Liban à climat plus dur.

5. Les températures inférieures à 8 °C engourdissent nos Fourmis. On peut considérer la température de 2 °C comme étant la température létale inférieure chez *Messor ebeninus*.

#### b) Températures létales supérieures.

Les expériences effectuées ont porté sur des lots de 50 ouvrières de même taille, vivant dans des nids Janet. Ces nids réalisent une atmosphère humide conforme à l'état hygrométrique de l'air où évoluent nos Fourmis.

Les ouvrières expérimentées proviennent de deux fourmilières différentes situées à Boura (Beyrouth). Elles sont capturées à leur sortie en colonne de récolte puis triées en trois catégories de taille, comparativement à ce qui a été fait pour l'étude des températures létales inférieures. Vingt lots de chaque sous-caste sont exposés à chacune des trois températures suivantes : 35, 41 et 45 °C en les introduisant dans des étuves réglées à la température désirée. Nous avons estimé à 15 minutes le temps mis par les nids et leur contenu à atteindre la valeur de la température de l'étuve.



Le nombre des Fourmis en mouvement est mesuré selon l'ordre suivant :

- Une fois par jour pour les températures de 35 °C.
- Deux fois par jour pour les températures de 41 °C.
- Une fois chaque 60 minutes pour les températures de 45 °C.

Ces expériences sont réalisées en octobre 1968.

Les résultats sont représentés dans le tableau XII ; à chacune des 3 températures de l'expérience correspond :

1. Une durée de survie représentant les valeurs extrêmes et la moyenne des nombres de jours que la dernière ouvrière a pu vivre dans chaque lot.
2. Les valeurs extrêmes et la moyenne de mortalité à 50 %.

TABLEAU XII

Température de l'expérience	Major		Media		Minor	
	Survie	Mortalité 50 %	Survie	Mortalité 50 %	Survie	Mortalité 50 %
35 °C	45 à 65 j	14 à 18 j	43 à 66 j	14 à 18 j	38 à 60 j	13 à 20 j
Moyenne	61,6 jours	13,6 jours	58 jours	15,5 jours	57,5 jours	15 jours
41 °C	5 à 12 j	3 à 6 jours	5 à 12 j	3 à 6 j	5 à 9 j	1 à 6 j
Moyenne	7,4 jours	4,2 jours	7,7 jours	3,7 jours	6,4 jours	2,5 jours
45 °C	1 à 8 h	—	1 h à 6 h	—	1 h à 4 h	—
Moyenne	5	—	4 heures	—	2 heures	—

#### Conclusions :

1. *Messor ebeninus* possède une faible résistance aux températures élevées : ceci explique pourquoi, en été, cette Fourmi est presque continuellement abritée dans son terrier enfoui dans le sol où la température à 100 cm de profondeur, ne dépasse pas les 32 °C aux jours les plus chauds de l'été. Par contre la température au sol peut facilement dépasser les 45 °C pendant plusieurs heures de la journée et durant plus de 4 mois. Alors *Messor ebeninus* ainsi que les autres *Messor* deviennent nocturnes en été.

2. Les Fourmis de petite taille s'échauffent plus rapidement que celles de grande taille ; c'est pour cela que souvent pour une même durée d'expérience les Fourmis *Minor* souffrent plus de la chaleur que leurs autres sœurs plus grosses. Malgré des résultats assez proches, il semble donc que les ouvrières *major* résistent mieux à la chaleur que les Fourmis de petite taille.

3. Nous pouvons considérer 45 °C comme étant la température létale supérieure de *M. ebeninus* bien que des ouvrières capturées le 7 juillet 1969 à la Faculté Française de Médecine de Beyrouth, et sou-

mises à des températures de 45 °C ont manifesté une résistance de 20 heures. D'autres expériences complémentaires ont montré que des fourmis capturées en juillet ou en août semblent aussi résistantes au chaud que des ouvrières prises en avril, mai ou octobre.

*B — Action de la température sur les variations de la ponte et sur le cycle de développement.*

On vient d'étudier l'influence de la température sur l'activité des Fourmis à l'extérieur de la fourmilière; nous allons chercher à savoir dans les paragraphes qui suivent, de quelle manière la température agit sur le cycle biologique de la femelle et de la société.

Rappelons, tout d'abord, que la ponte, les développements larvaire et nymphal s'effectuent au Laboratoire presque à la même température que dans le sol à 50 cm de profondeur. Entre le vol nuptial et la ponte de la reine, la température d'élevage oscille autour de 16 °C puis elle s'élève progressivement à partir de mars pour suivre la courbe d'évolution de la température dans le sol sans trop s'en éloigner.

Dans les paragraphes qui suivent nous allons présenter quelques expériences réalisées avec des femelles essaimantes et étudier l'influence de la température sur les débuts d'une fondation et sur des colonies âgées d'un an au moins. Les résultats de l'ensemble de ces expériences seront étudiés à la fin.

*1. Expériences réalisées avec des femelles essaimantes.*

Après un vol nuptial, des femelles essaimantes sont soumises à l'influence d'une température élevée. Le but de ces expériences est double :

- Etudier l'action de la température sur la ponte et son rythme.
- Voir si le cycle de développement est relié à une période déterminée de l'année ou s'il dépend de la température.

*Technique :*

On dispose d'étuves à température réglable et dont le circuit porte un interrupteur horaire permettant de réaliser une thermopériode de 12 heures à la température ambiante et de 12 heures à 27°C (entre minuit et midi). Les observations des élevages et le comptage de leur contenu s'opèrent à midi au moment du changement des périodes.

Trois séries d'expériences sont réalisées :

— La première série est entamée au début de janvier 1970 avec 6 femelles fondatrices provenant de différents vol nuptiaux de fin novembre - début décembre 1969. Le but de ces expériences est de voir, si un mois après le vol nuptial et sous l'effet d'une température de 27°C, les femelles peuvent pondre.

— La deuxième série, réalisée juste après différents essaimages de l'automne 1970, est menée avec 3 lots de femelles, A, B et C dont les dates d'essaimage et la provenance varient.

Lot A (14 femelles), origine : Tyr ; date d'essaimage : 8 novembre 1970 ; début de la thermopériode : 9 novembre 1970.

Lot B (6 femelles), origine : Station Badaro (Beyrouth) ; dates d'essaimage : le 30-11-70 et le 1-12-70 ; début de la thermopériode : le 1<sup>er</sup> décembre 1970.

Lot C (4 femelles), origine : Station Mar Elias (Beyrouth) ; date d'essaimage et début de la thermopériode : 22-12-70.

— La troisième série est formée de 12 femelles essaimgantes mises dans une étuve chauffée à 32-34°C le même jour de leur vol nuptial.

*Compte rendu de quelques expériences types.*

1<sup>re</sup> série, exemple (n° 69.03) : essaimage et mise en élevage à la température du Laboratoire (14°C) : le 30-11-69 ; début de la thermopériode : le 5-1-70.

Début de la ponte : le 20-1-70.

La ponte, le développement larvaire et le développement nymphal ont évolué par la suite de la façon suivante :

7-2 : 17 w

17-2 : 22 w

23-2 : 12 w + 1 L<sub>1</sub>

3-3 : 23 w + 2 L<sub>1</sub>

10-3 : 28 w + 1 L<sub>2</sub>

15-3 : 30 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>3</sub>

16-3 : 32 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>4</sub>

23-3 : 41 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>4</sub> + 1 Nympe

31-3 : 33 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>4</sub> + 1 N

6-4 : 49 w + 1 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>4</sub> + 2 N

13-4 : 71 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>4</sub> + 1 N + 1 ouvrière.

*Remarques :*

1. — L'apparition des ouvrières se succède normalement jusqu'au 9-6-70, date d'arrêt de la thermopériode.

2. — A partir du 1-4-70, la température de l'étuve est élevée à 32°C ce qui peut expliquer l'abondance des œufs.

3. — Comme on le verra plus loin, la présence à la fois d'un nombre réduit de larves et d'un nombre élevé d'œufs, conduit à la formation d'ouvrières de plus grande taille ; en effet dans l'expérience que nous venons de relater, les 3 premières ouvrières néonates ont respectivement : 5 mm ; 5,5 mm ; 5,5 mm. Rappelons que normalement les premières ouvrières ont 3,75 mm à 4 mm.

2<sup>e</sup> série, Lot A, la thermopériode débute le 9-11-70.

30-12-70 : 1<sup>re</sup> ponte

5-1-71 : 8 w

2-2 : 17 w + 1 L<sub>1</sub>

23-2 : 20 w + 1 L<sub>4</sub> (de grande taille)

15-3 : 5 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>4</sub>

18-3 : 5 w + 1 L<sub>2</sub> + 1 L<sub>4</sub>

23-3 : 2 w en train d'être perforés par les mandibules de L<sub>4</sub>. La L<sub>2</sub> a disparu (ayant servi sans doute de nourriture à la reine ou à la grande larve).

27-3 : pas d'œufs, la L<sub>4</sub> est sans nourriture.

29-3 : L<sub>4</sub> semble morte + 11 œufs.

31-3 : 15 œufs. L<sub>4</sub> est morte.

Au cours des mois d'avril et de mai, les œufs apparaissent puis disparaissent sans éclosion de larves. Le 19-5 il n'y a plus eu d'œufs jusqu'à la mort de la reine en date du 27-5-71.

*Remarques :*

1. Il semble que les premiers œufs émis par la reine évoluent normalement jusqu'au stade adulte, tandis que les œufs des pontes ultérieures semblent servir à nourrir les premières larves. Si le rythme de la ponte de la reine n'est pas suffisant pour subvenir au besoin des larves, celles-ci meurent.

2. Il semble aussi que la température élevée accélère parfois le développement larvaire beaucoup plus qu'elle ne le fait pour le rythme de la ponte de la reine. Il arrive qu'à un moment donné il n'y a plus

suffisamment d'œufs pour la reine et pour les larves. En conséquence les larves meurent et la reine s'affaiblit.

3. Du fait qu'une seule larve est parvenue à éclore, elle atteint une taille plus grande que d'habitude.

2<sup>e</sup> série B.

Citons un seul exemple : essaimage le 30-11-70 ; début de la thermopériode : le 1-12-70.

8-1-71 : 1 w

23-1 : 13 w

2-2 : 13 w

23-2 : 10 w + 10 L<sub>1</sub>

2-3 : 12 w + 6 L<sub>1</sub>

9-3 : 9 w + 3 L<sub>4</sub>

15-3 : 10 w + 3 L<sub>4</sub>

20-3 : 8 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>2</sub> + 3 N

3-4 : 10 w + 1 L<sub>1</sub> + 1 L<sub>2</sub> + 2 N + 1 ouvrière

La suite du développement s'effectue normalement.

2<sup>e</sup> série C.

Citons un seul exemple : essaimage et début de la thermopériode : 22-12-71.

10-1-71 : 2 w

26-3 : 1<sup>re</sup> ouvrière

23-1 : 15 w

1-4 : 6 ouvrières + couvain

12-2 : 15 w + 2 L<sub>1</sub>

7-4 : 10 ouvrières + couvain (toutes

23-2 : 10 w + 8 L<sub>1</sub>

les ouvrières sont de petite taille :

10-3 : 5 w + 2 L<sub>2</sub> + 7 L<sub>4</sub> + 3 N

3,5 mm).

Par la suite la colonie poursuit un développement normal.

3<sup>e</sup> série.

Les 12 femelles essaimantes proviennent de la Station Badaro (Beyrouth). Le vol nuptial et la mise en expérience ont lieu le 18-11-71 à la température de 32-34°C (sans thermopériode). 10 femelles ont pondu les 23, 24 et 25 novembre donnant entre 2 et 5 œufs. Nous supposons que la suite de la ponte et du développement larvaire se déroulent d'une façon normale.

*L'intérêt de ces résultats est qu'ils montrent que la reine est capable de pondre sans hiverner.* Dans la nature la température diminue après l'essaimage et la reine pond en mars. Cependant il n'est pas exclu que certains essaimages particulièrement précoces soient suivis par une ponte et un développement larvaire et nymphal normaux. Il en fut ainsi avec *Messor meridionalis* le 1<sup>er</sup> septembre 1969, à la suite d'une pluie exceptionnelle suivie par un essaimage abondant au Poste frontalier syro-libanais de la route Beyrouth-Damas (950 m d'altitude). Normalement cette Fourmi essaime avec les autres *Messor* du groupe *semi-rufus* en octobre-novembre. Transportées au Laboratoire à la température de 22-24°, les femelles pondent et le développement se poursuit jusqu'au stade imago avant l'hivernage.

## 2. Expériences réalisées avec des sociétés âgées d'un an au moins.

Ces expériences consistent à soumettre à l'influence de la température des sociétés âgées d'un an, juste au début de l'hivernation. Le but de ces expériences est de voir jusqu'où va l'influence de la température sur la reprise de la ponte et sur la reprise du développement larvaire.

Commençons par rappeler que l'état d'hivernation chez *Messor ebeninus* commence à la fin de novembre ou au début de décembre

et se caractérise dans la région de Beyrouth par les points suivants :

- Arrêt de la ponte de la femelle.
- Transformation des œufs et des  $L_1$  en  $L_2$  et  $L_3$ .
- Disparition des  $L_4$  et des Nymphes qui continuent leur évolution.

Bien que les manifestations comportementales continuent, le développement de la société s'arrête.

Cinq colonies issues de femelles essaimantes, capturées le 30-11-69 sont soumises à la thermopériode 12 h - 12 h. (température ambiante de 14 °C et température de 27 °C). Les expériences débutent le 9-11-70. Les résultats étant concordants, nous nous contentons de citer un exemple type : (n° 69.22).

Le 9-11-70 : La colonie est formée d'une reine + 80 ouvrières + 15  $L_2$  + 11  $L_3$ .

Le 24-11-70, le 16-12-70 et le 5-1-71, l'aspect de la société n'a pas changé d'une façon particulière : il n'y a ni œufs, ni nymphes mais disparition progressive de 8 ouvrières et de quelques larves.

Le 8-1-71 : Reprise de la ponte.

Le 12-1 : 4 w + 15 larves hibernantes + 72 ouvrières.

Le 23-1 : Les œufs et les larves sont en paquet + 3 N.

Par la suite le développement du couvain se poursuit normalement. Le 1-4-71, les œufs et les nymphes sont nombreux et il y a apparition d'une ouvrière.

Remarque : Le début de la ponte a lieu avant la reprise du développement larvaire.

### 3. Résultats de l'ensemble des expériences sur la thermopériode et discussions.

#### a) Chez les femelles essaimantes et au début d'une fondation.

Une étude comparative des durées moyennes de différents stades de développement, entre des fondatrices soumises à la thermopériode (12 h - 12 h, 27 °C et température ambiante de 14 à 20 °C) et des fondatrices laissées à la température du laboratoire (14 à 20 °C), est représentée dans le tableau XIII.

TABEAU XIII

	Température du Laboratoire	27° — température ambiante
— Essaimage à 1 <sup>er</sup> œuf ou début de la thermopériode à 1 <sup>er</sup> œuf	90 jours	39 jours
— 1 <sup>er</sup> œuf à 1 <sup>re</sup> larve	40 jours	31 jours
— 1 <sup>re</sup> larve à 1 <sup>re</sup> nymphe	27 jours	24 jours
— $L_1$ à $L_2$	15 jours	10 jours
— $L_2$ à $L_3$	2 jours	2 jours
— $L_3$ à $L_4$	2 jours	1 jour
— $L_4$ à N	11 jours	11 jours
— Nympheose	15 jours	15 jours

L'examen de ce tableau montre :

— Entre le vol nuptial et la ponte s'écoule une période allant de 18 à 64 jours (moyenne = 39 jours). Notons que dans une même série d'expériences les différentes étapes ont des durées moins dispersées.

— La thermopériode de 27° - 16 à 18° agit efficacement sur le début de la fondation en rapprochant la date de la 1<sup>re</sup> ponte et la date de l'éclosion des premières larves. Les œufs sont émis un à deux mois plus tôt que la date normale de la ponte qui est autour du 1<sup>er</sup> mars.

— Une température de 32 à 34 °C (sans thermopériode) provoque le déclenchement de la ponte 4 à 6 jours après l'essaimage.

— Entre la 1<sup>re</sup> larve et la 1<sup>re</sup> nymphe nous avons de 20 à 35 jours (moyenne = 24 jours). Ces chiffres ne sont pas très loin de ce que l'on trouve dans la nature. De même entre la 1<sup>re</sup> nymphe et la 1<sup>re</sup> ouvrière on a de 13 à 21 jours (moyenne = 15 jours). Ces valeurs sont égales à ce que l'on trouve dans la nature et dans les élevages artificiels.

En somme, on peut dire comme Ledoux (1949) l'a constaté chez *Oecophylla longinoda*, dans des conditions expérimentales presque identiques, que seuls les stades œufs et larves sont accélérés tandis que le dernier stade larvaire et la nymphose sont inchangés par les modifications de la température.

Par contre, le rythme de la ponte devient plus rapide sous l'influence de la température. Ainsi dans certains exemples cités, 12 œufs apparaissent en l'espace de 5 jours. En moyenne on a calculé 7 œufs tous les 8 jours tandis que dans les élevages artificiels du Laboratoire il y a 2 œufs tous les 3 jours à un œuf tous les 2 jours.

Deux autres points retiennent encore notre attention :

1. L'échec observé de certaines fondations est dû plutôt à la mort des ouvrières qui précède la mort de la reine. On ne peut pas assurer que c'est la température élevée qui en est la seule cause car dans les élevages normaux on trouve aussi des échecs (voir chapitre précédent). Sans doute la température élevée (27 °C) fatigue la reine et ses filles ; mais ce cas n'est pas général puisque dans les mêmes conditions expérimentales, des élevages pareils parviennent à une réussite complète.

2. Dans les exemples où une seule larve se développe en nymphe puis en ouvrière media, cette larve semble provenir de la première ponte tandis que les œufs des pontes suivantes semblent servir de nourriture à la larve et à la reine.

b) Dans les sociétés âgées d'un an.

1<sup>re</sup>) On dégage des expériences effectuées sur des sociétés âgées d'un an que la thermopériode (27 °C et température ambiante de 14 °C) provoque la reprise de la ponte, 50 à 60 jours après son arrêt. Rappelons toutefois qu'au moment où une fourmilière se met en état d'hibernation

la température du milieu ambiant reste autour de 20 °C. Donc il y a au courant du cycle annuel naturel de la société une période de 50 jours qui échappe à l'influence de la température. Toutefois, il n'est pas exclu qu'au laboratoire, une température plus élevée (32 à 34 °C) annule l'hibernation.

Dans les exemples que nous avons relatés, la ponte a eu lieu, deux mois en moyenne, avant la reprise de la ponte dans les élevages gardés à la température ordinaire. Donc la température élevée (27 °C) fait déclencher l'activité ovarienne plus tôt que normalement.

*Il paraît qu'une température élevée (34 °C) de courte durée (3 à 4 jours) présente le même effet qu'une température moins élevée (27-18 °C) mais agissant pendant plusieurs jours.*

En réalisant à la fin de novembre (début de l'hibernation) la dissection d'une reine fécondée, âgée de plus d'un an, on remarque que ses ovaires sont bien développés, renfermant beaucoup d'ovocytes de petite taille, identiques à ceux que l'on trouve dans les ovaires des femelles disséquées au cours de l'hiver. Par contre, en période de ponte, les ovaires présentent un ou plusieurs grands ovocytes. Nous n'avons pas disséqué des femelles ayant pondu après avoir été soumises à la thermopériode, mais nous supposons que la structure de leurs ovaires est semblable à celle des femelles en période de ponte.

Delage (1967) dit que le déblocage expérimental de la ponte chez *Messor capitatus* peut être obtenu dès la mi-janvier ; « cette époque marque la fin de l'hiver au point de vue physiologique ».

De même, pour Soulié (1962 a), le déclenchement et la rupture d'hibernation dans la nature chez *Cremastogaster scutellaris* ne sont pas dus uniquement au passage par une valeur déterminée de la température.

Nous sommes donc en accord avec ces deux auteurs en disant qu'au cours d'une période déterminée de son cycle biologique, l'état physiologique de la société est indépendant de la température externe.

2°) Dans les expériences sur la thermopériode, les nymphes font leur apparition soit avant soit après la ponte de la reine. En même temps, les ouvrières commencent à préparer les graines montrant par là que toute la colonie se réveille. La rupture de l'hibernation se manifeste de la même façon à l'état expérimental et à l'état naturel. Pour Delage (travail cité) la reprise de la croissance interrompue par le couvain s'effectue en même temps ou plutôt un peu avant que n'apparaissent les premiers œufs de printemps.

3°) Les nymphes, généralement nombreuses, sont de grande taille et donnent naissance à des ouvrières *media* et *major*.

Nous pensons que ceci est dû à 2 causes :

a) La suractivation des ouvrières sous l'effet de la température se traduit par une nourriture plus abondante offerte aux larves.

b) Le nombre de larves présentes au réveil des ouvrières n'est pas encore élevé puisque la reine n'a pas commencé à pondre, ou si elle a déjà pondu, les larves nouvelles n'ont pas encore éclos. Ce qui fait qu'il y a un grand nombre d'ouvrières pour soigner peu de larves. D'ailleurs dans la partie suivante de ce chapitre nous étudierons l'influence de la nourriture et des soins dispensés par la reine ou par les ouvrières sur le cycle de la colonie et sur le polymorphisme des ouvrières.

## 2. ACTION DE L'ALIMENTATION SUR LE CYCLE DE LA SOCIÉTÉ ET SUR LE POLYMORPHISME DES OUVRIÈRES.

Nous avons constaté, dans divers élevages artificiels, et à la suite de plusieurs expériences, que les premières ouvrières écloses sont généralement nombreuses. Dans ce cas, elles sont alors d'une taille ne dépassant pas 3,75 mm. Par contre, lorsqu'une seule larve accapare tous les soins de la fondatrice ou des ouvrières, elle se transforme, comme on l'a vu dans les paragraphes précédents, en un adulte de taille supérieure à 4 mm.

On s'est posé alors la question de savoir l'importance de l'alimentation sur l'apparition des ouvrières de grande taille. Pour cela, un certain nombre d'expériences sont réalisées, à partir desquelles on se propose d'étudier deux aspects du problème :

A. L'influence de la quantité de la nourriture sur certains phénomènes tels que :

- apparition des ouvrières *media* et *major*,
- fécondité de la reine et accélération du développement larvaire.

B. La période critique pendant laquelle l'alimentation joue son rôle sur la différenciation.

Remarques : Dans les recherches menées, nous avons tenu compte des remarques suivantes :

1. La nutrition des larves étant dispensée tout d'abord par la reine, ensuite par les ouvrières, c'est donc par l'intermédiaire de ces nourrices que le facteur alimentation agit.
2. Dans notre étude nous avons considéré les œufs pondus comme étant génétiquement identiques ; c'est-à-dire, nous avons supposé que tous les œufs pondus par la reine sont des œufs fécondés, et qu'ils ont la potentialité de se transformer en ouvrières de toutes les tailles.
3. L'influence de la qualité de l'alimentation n'a pas été prise en considération pour deux raisons :
  - Avant l'apparition des ouvrières, la fondatrice n'accepte aucune nourriture.



- Après l'apparition des ouvrières nos élevages expérimentaux reçoivent généralement un même mélange de graines (millet, lin, pourpier), ce qui permet de comparer les résultats.

#### A. Influence de la quantité de la nourriture.

##### 1. Sur l'apparition des ouvrières de grande taille.

Les expériences :

Dans une étude préliminaire sur le polymorphisme des ouvrières (Tohmé, 1969 b) une expérience est réalisée dans le but d'établir une relation entre les soins dispensés aux larves, et la taille des ouvrières.

Par la suite, dix autres expériences sont effectuées visant à confirmer que la différenciation des larves en ouvrières *minor*, *media* ou *major*, dépend du nombre des larves dont s'occupe la reine, ou du nombre des ouvrières nourrices par rapport à celui des larves.

#### Protocole expérimental.

Le protocole expérimental consiste à choisir des fondations artificielles où la reine paraît bien féconde, c'est-à-dire dont le nombre maximum des œufs, avant l'apparition des larves, est supérieur à 25 œufs. On fera attention au courant de l'évolution du couvain de garder avec la reine une à deux larves  $L_2$ . Les  $L_1$  seront enlevées au fur et à mesure de leur éclosion. Une  $L_1$  sera gardée avec les œufs lorsque, là ou les 2 larves préexistantes, auront atteint la nymphose. Dans d'autres expériences la réduction du nombre des larves s'effectue après l'apparition des ouvrières.

Toutes nos expériences ont conduit à des résultats concordants. On se contentera alors de citer le compte rendu d'un exemple.

Exemple : n° 69.35.

30-11-69 : Essaimage et mise en élevage.

28-2-70 : 3 w

10-4 : 26 w + 1  $L_1$

19-4 : 25 w + 1  $L_2$

21-4 : 20 w + 1  $L_3$  + 1  $L_1$  qui est enlevée

28-4 : 29 w + 1  $L_4$  + 1  $L_1$  qui est enlevée

4-5 : 33 w + 1  $L_4$  + 2  $L_1$  qui sont enlevées

12-5 : 39 w + 1 N + 2  $L_1$  qui sont gardées

19-5 : 46 w + 1 N + 1  $L_2$  + 1  $L_3$  + 2  $L_1$  qui sont enlevées

25-5 : 41 w + 1 N + 1  $L_4$  + 1  $L_3$  + 2  $L_1$  qui sont enlevées

28-5 : 40 w + 1 ♀ de taille 5,60 mm + 1 N + 1  $L_4$  + 1  $L_1$  qui est gardée.

1-6 : 25 w + 1 ♀ + 1 N + 1  $L_4$  + 1  $L_2$

11-6 : 20 w + 1 ♀ + 1 N + 1  $L_4$  + 1  $L_3$

29-6 : 28 w + 2 ♀ (5,6 + 4,75 mm) + 1 N + 1  $L_3$  + 1  $L_1$  qui est gardée

7-7 : 22 w + 3 ♀ (5,6 + 4,75 + 5,6 mm) + 2  $L_4$  + 1  $L_1$  enlevée

22-7 : 20 w + 4 ♀ (5,6 + 4,75 + 4,6 + 4,75 mm) + 1 N + 4  $L_1$  qui sont gardées

5-8 : 12 w + 5 ♀ (5,6 + 4,75 + 5,6 + 4,75 + 5,75) + 1  $L_4$  + 3  $L_2$  + 1  $L_1$  qui est gardée. Après cette date aucune larve n'est enlevée

28-9 : 14 w + 8 ♀ (5 grandes + 3 petites) + 2  $L_1$  + 1  $L_3$

27-10-70 : 9 ♀ + 2  $L_2$  + 2  $L_3$  (hibernation).

Il découle de ces expériences que l'apparition des ouvrières de grande taille est due aux soins qu'on leur accorde. Pour pouvoir mieux juger ces conclusions, étudions un exemple d'un élevage artificiel normal ayant reçu une alimentation régulière. Ceci nous permettra de voir comment est faite la répartition des ouvrières de différentes sous-castes à la fin de la première année et à la fin de la deuxième année de la fondation.

Exemple de l'élevage n° 67.08 :

9-12-67 : Vol nuptial et capture de la reine.

27-2-68 : 1<sup>re</sup> ponte.

27-11-68 : (fin de la première saison et début de la première hibernation de la société) : 58 ♀♀ de petite taille sauf deux ayant 5,6 mm et une 4,75 mm + 11 larves hibernantes.

1-12-69 : (fin de la 2<sup>e</sup> saison et début de la 2<sup>e</sup> hibernation) : 222 ouvrières dont les tailles sont réparties de la manière suivante :

181 ouvrières ayant 3,6 à 4 mm

25 ouvrières ayant autour de 4,5 mm

14 ouvrières ayant autour de 5,5 mm

2 ouvrières ayant 7,5 mm.

## 2. Sur la fécondité de la reine et sur l'accélération du cycle de développement.

L'étude poursuivie de nos élevages artificiels ainsi que plusieurs observations fortuites nous ont permis de formuler les constatations suivantes : Un apport trop important de nourriture permet la production d'un grand nombre d'ouvrières comme nous l'avons remarqué dans tout élevage où la proportion des graines par rapport aux ouvrières est de l'ordre de 5 à 1. On assiste ici à une progression numérique des ouvrières beaucoup plus importante que dans les élevages où il y a une graine par ouvrière.

Contrairement à ce que l'on s'attendait à voir, la taille des ouvrières provenant de sociétés ayant des graines à profusion est petite. Ce phénomène peut s'expliquer ainsi : l'abondance de la nourriture provoque une fécondité accrue de la reine, les larves sont alors nombreuses et reçoivent peu de soin, d'où des ouvrières de petite taille. Donc ce que l'on gagne en nombre d'ouvrières, on le perd en taille d'ouvrières.

Les durées des différents stades de développement sont-elles influencées par la nourriture ?

Dans les expériences que nous venons de décrire (une seule larve laissée aux soins de la reine ou aux soins des ouvrières) la durée moyenne des stades : œuf -  $L_1$  ;  $L_1$  -  $L_2$  ;  $L_4$  - N et N - O, est très proche des durées moyennes trouvées dans des élevages normaux. Par contre les 2 stades :  $L_2$  -  $L_3$  et  $L_3$  -  $L_4$ , ont ensemble une moyenne de 8 à 9 jours s'échelonnant entre les 2 valeurs extrêmes de 6 et de 13 jours : (6 - 7 - 7 - 7 - 8 - 9 - 10 - 12 - 13). A l'état normal et au cours des premiers mois de la fondation, rappelons que ces 2 stades ont ensemble 4 à 5 jours en moyenne .

*B. Période critique pendant laquelle l'alimentation joue son rôle sur différenciation.*

La période critique, pendant laquelle l'alimentation joue son rôle sur la transformation du couvain en individus de grande taille, semble être les deux stades  $L_2$  et  $L_3$ .

Deux raisons nous poussent à le croire :

1. Nous venons de voir que parmi tous les stades de développement, c'est uniquement les 2 stades  $L_2$  et  $L_3$  qui subissent une prolongation de leur durée lorsque la suite de leur évolution aboutit à des ouvrières de grande taille.

2. Les sociétés utilisées dans les expériences sur la thermopériode (voir plus haut) possèdent des larves hibernantes  $L_2$  et  $L_3$  qui ont évolué en ouvrières de grande taille.

Nous n'excluons pas la possibilité de l'action de l'alimentation sur les autres stades ; mais il y a un fait, c'est que dans ces sociétés, soumises à la thermopériode, il n'y avait que des  $L_2$  et des  $L_3$  en diapause. Cette diapause correspond précisément à une prolongation de leur durée.

*Conclusion.*

Les expériences que nous avons menées contribuent à montrer que le déterminisme des sous-castes d'ouvrières est trophogénique.

Plusieurs auteurs ont montré l'importance du manque ou de l'abondance de la nourriture sur l'orientation des larves vers la caste ouvrière ou vers la caste reine ; nous citons en particulier Ezhikov (1934) et Wesson (1940). Le premier montre chez *Myrmica* et *Campopnotus* que la quantité de la nourriture dépend la transformation des larves en ouvrières ou en reine. Le second fait varier l'importance de l'alimentation des larves chez *Leptothorax duloticus* pour obtenir des ouvrières ou des reines.

D'autres auteurs tels que Gösswald (1955, 1963), Bier (1958), et Brian (1954, 1955 a et b, 1956, 1957, 1962, 1963, 1965 a, b et c) ont montré que les facteurs déterminant l'orientation des larves sont d'ordre alimentaire.

Dans cette brève revue bibliographique, nous n'avons pas tenu compte des auteurs qui ont travaillé sur l'influence de la qualité de la nourriture.

*En conclusion générale de ce chapitre, nous pouvons dire que la température et surtout l'alimentation sont les facteurs les plus importants du milieu, car elles modifient le cycle de nos Insectes, et transforment même l'aspect d'une société, en contrôlant l'apparition des ouvrières de différentes sous-castes.*

## CONCLUSIONS GENERALES

Nos recherches sur *Messor ebeninus* ont abouti aux résultats suivants :

I. — BIOTOPE ET FACTEURS ÉCOLOGIQUES.

Un courant floristique tropical venant du sud-ouest du Liban amena *M. ebeninus* à élire domicile dans l'étroite bande côtière du Littoral libanais.

La fourmilière, creusée dans les terrains sablonneux, atteint la nappe phréatique qui descend parfois jusqu'à 12 mètres de profondeur.

Dans la vie de cet Insecte, plusieurs zones thermiques remarquables sont mises en évidence :

1. Le préférendum thermique des femelles fondatrices depuis l'essaimage jusqu'à la ponte est de 18 °C en moyenne. Il augmente à l'apparition des larves et devient plus constant en présence du couvain (autour de 24 °C). Au cours du premier hiver de la jeune société, son thermopréférendum s'abaisse et oscille autour de 16 °C. L'influence des larves et des nymphes est prépondérante dans les variations du thermopréférendum. En effet, la société modifie son thermopréférendum en fonction des exigences du couvain et selon les différentes phases du cycle de développement.
2. La température létale inférieure est de 2 °C.
3. Les températures minima pour lesquelles l'activité de la colonie est nulle sont inférieures à 8 °C.
4. A 8 °C, les ouvrières sont suractivées rappelant par là un phénomène semblable au « cycle de Lammert » observé chez les Abeilles.
5. L'optimum thermique est autour de 22 °C, il correspond au nombre maximum d'ouvrières en activité.
6. La température létale supérieure est 45 °C.
7. Les températures maximums pour lesquelles l'activité de la colonie est nulle sont supérieures à 32 °C.

Les ouvrières *major* semblent présenter une meilleure résistance au chaud et au froid que les ouvrières de petite taille. Mais, d'une manière générale, *M. ebeninus* possède une faible résistance aux températures élevées.

Les mâles semblent avoir un thermopréférendum plus élevé que celui des ouvrières.

Les exigences hygrométriques de *M. ebeninus* sont très élevées. On a pu mettre en évidence la présence d'un préférendum hygrométrique variable selon les conditions suivantes : étape de la fondation (ponte,

développement, 1<sup>re</sup> ou 2<sup>e</sup> saison,...), présence ou absence du couvain et nature de ce couvain (larves ou nymphes).

L'humidité du sol et l'accroissement numérique de la colonie incitent les ouvrières à creuser.

## II. — BIOLOGIE DES FEMELLES ET DE LA JEUNE FONDATION.

Le vol nuptial de *M. ebeninus*, observé plusieurs fois, a permis de le décrire et d'établir une relation entre les conditions climatiques et l'essaimage.

Les mâles s'envolent les premiers et forment un essaim, les femelles les suivent. Chaque femelle, entraînée par un, deux ou trois partenaires, retombe sur le sol où la copulation se produit. Lorsqu'il y a plus d'un mâle agrippé à une femelle, ils s'accouplent successivement avec celle-ci qui se défait dans 98 % des cas de ses ailes aussitôt le dernier mâle envolé. La femelle peut reprendre le vol après son accouplement avec un seul mâle. Celui-ci s'envole généralement plus d'une fois.

Le vol nuptial est précédé par des précipitations ayant une valeur supérieure à 8 mm. C'est la variation brusque de l'insolation qui semble jouer le rôle primordial dans le déterminisme de la date et de l'heure de l'essaimage.

Les femelles solitaires non fécondées pondent ; leurs œufs cependant n'évoluent pas ; cette ponte a lieu un mois au moins plus tard que celle des femelles fécondées. Les femelles vierges peuvent vivre en groupe et pondre aussi ensemble. Leur ponte évolue dans ce cas en larves de mâles. Les femelles non fécondées vivent moins longtemps que les femelles fécondées.

Beaucoup de traits communs rapprochent les femelles vierges des ouvrières :

- elles contribuent activement à la préparation des graines ;
- elles émettent un nombre élevé d'œufs ;
- elles se tolèrent après la ponte.

Après la fécondation, le comportement de la femelle change complètement. Elle se cloître et ne sort plus de sa cachette. La fondation, entièrement indépendante, est pratiquée sans approvisionnement extérieur.

Une seule reine est présente dans la fourmilière. En mettant ensemble des femelles fécondées provenant d'une même fourmilière, elles se tolèrent jusqu'à l'apparition des œufs. La femelle qui pond en premier lieu devient agressive et tue les autres : c'est une monogynie stricte.

La réussite de la fondation est entièrement dépendante de l'activité des premières ouvrières-filles. En effet, entre le vol nuptial et l'appari-

tion des premières ouvrières, la femelle vit sur ses réserves corporelles, sur ses œufs et ses larves. A l'éclosion des premières ouvrières, elle continue à ne pas préparer les graines et meurt si ses ouvrières-filles ne le font pas. Réciproquement, l'élimination expérimentale de la reine provoque la mort des jeunes ouvrières.

Le dénombrement presque quotidien du contenu de plusieurs fondations artificielles a permis de tracer la chronologie de l'éclosion et du développement des larves et des nymphes dans des conditions expérimentales d'élevage très proches des conditions naturelles. Les étapes suivantes : essaimage à 1<sup>er</sup> œuf, 1<sup>er</sup> œuf à 1<sup>re</sup> larve, 1<sup>re</sup> larve à 1<sup>re</sup> nymphe, 1<sup>re</sup> nymphe à 1<sup>re</sup> ouvrière, ont successivement les durées moyennes suivantes : 90, 40, 27 et 14 jours. Les mâles proviennent de la ponte des ouvrières qui ont échappé à l'action inhibitrice de la reine dans les fourmilières populeuses et ramifiées. Les femelles ailées semblent provenir de la ponte de la reine dont les jeunes larves sont soignées par un grand nombre d'ouvrières vivant en l'absence de la reine.

La ponte et le cycle de développement sont activés par la température dont l'influence se manifeste plus efficacement sur le début de la fondation et sur l'éclosion des premières larves. Les femelles essayantes soumises le jour du vol nuptial à une température élevée continue de 32 à 34 °C pondent 4 à 5 jours après leur fécondation sans avoir hiverné. Notons cependant l'existence au cours du cycle annuel naturel de la société d'une période de 50 jours qui échappe à l'influence de la température.

Les ouvrières ne font pas nourrir leur mère par trophallaxie, elles préparent uniquement les graines en les imprégnant de leur salive.

Des ouvrières étrangères et une reine ayant déjà pondu, mises en présence, présentent des signes d'hostilité réciproque qui vont en s'atténuant lorsque d'autres occupations attirent les ouvrières (soins du couvain et préparation des boulettes alimentaires). L'adoption entre femelle ayant déjà pondu et ouvrières peut réussir pour un nombre de jeunes ouvrières inférieur à 5.

La vie de la reine, son rythme de ponte et sa fécondité dépendent de ses ouvrières-filles. Ainsi la fécondité augmente avec la progression numérique des ouvrières réalisant par là un bel exemple de corrélation sociale.

## SUMMARY

Research on *Messor ebeninus* have led to the following results :

### 1. Ecology.

a. *M. ebeninus* has for probable origin the Nile Valley. It followed a floristic current which led it to its actual dwellings in the sandy terrains of the narrow coastal plain of Lebanon.

b. The *activity* of this ant is regularized by temperature. During the cold and spring seasons this activity takes place during the day, and from June to September it is nocturnal.

c. Some remarkable thermal zones have been recognized.

— The thermal preferendum varies between 16 ° and 24 °C., according to the annual cycle of the society ; it is influenced by the needs of the brood.

— The thermal optimum of the activity is around 22 °C ; the temperatures at which the activity of the colony is nil are above 32° C and below 8 °C.

— The lethal temperatures are 45 °C and 2° C.

— It seems that at 8 °C the workers undergo a phenomenon similar to the « Lammert cycle ».

— It seems that the workers which differ in size, differ also as far as their resistance to hot or cold is concerned.

The hygroscopic requirements of *M. ebeninus* are very high.

## 2. *Biology of the females and of the colony.*

a. The *Nuptial flight*, usually observed at the end of november, starts by the formation of a swarm of males that the females meet. Couples are formed in flight, then fall back on the ground where copulation takes place. In 98 % of the cases the females loose their wings immediately after mating takes place.

Heavy rain falls precede swarming, but it is the sudden variation of exposure to sunlight that seem to determine the date of the nuptial flight.

b. The unfertilized females resemble the workers by the way they prepare the grains, by their massive emission of eggs and by the reciprocal tolerance of the grouped individual after laying.

c. *The fertilized female* does not prepare the grains and works out an independant foundation without external stocks. Monogynia is strict : if, after swarming takes place, many grouped fertilized female tolerate each other, the first layer kills the other females.

Laying and the developmental cycle are observed during artificial breeding where experimental conditions are close to natural ones. The fecundity of the queen increases with the increase in the number of workers.

d. *Males* are issue from the laying of workers which have not been subjected to the inhibiting action of the queen in density populated and ramified nests. The alated females seem to issue from the royal laying.

## 3. *In influence of temperature and food.*

a. A high and constant temperature leads the swarming females to lay eggs without hibernating. During the natural annual cycle, the

colony is not influenced by an average temperature for a period of 50 days. In general, temperature has an increasing effect on the beginning of the foundation and on hatching of the first larvae.

b. Food has an influence on the fecundity of the queen ant on the determinism of undercasts of workers. The critical period during which food intake plays its role in the transformation of the brood into individuals of great size, seems to be during the second larval stage.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARONI-URBANI (C.), 1968a. — Monogyny in Ant Societies. *Zool. Anz.* 181. 269-277. — 1968b. Domination et monogynie fonctionnelle dans une société digynique de *Myrmecodia graminicola* LAT. *Ins. Soc.* 15.
- BARONI-URBANI (C.) et SOULIE (J.), 1962. — Monogynie chez la Fourmi *Cremastogaster scutellaris*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 97, 29-34.
- BERNARD (F.), 1951. — Super-famille des Formicoidea. in GRASSÉ, *Traité de zoologie*, 10, fasc. 1-2, 997-1120. — 1951b. Super-famille des Apoidea, in GRASSÉ, *Ibid.*, p. 1251.
- BIER (K.), 1958. — Die Regulation der Sexualität in den Insektenstaaten. *Ergebn. Biol.*, 20, 97-126.
- BODENHEIMER (F.S.), KLEIN H.Z., 1930. — Ueber die Temperaturabhängigkeiten von Insekten. II. Die Abhängigkeit der Aktivität bei der Ernteameise *Messor semirufus* E. André von Temperatur und anderen Faktoren. *Zeitsch. vergl. Physiol.*, 11, 345-385.
- BODENHEIMER (F.S.) et SCHENKIN (D.), 1928. — Ueber die Vorzugstemperatur einiger Insekten. *Z. vergl. Physiol.*, 8, 1-15.
- BONTART (H.), 1964. — *Recherches préliminaires sur la biologie de Pheidole pallidula* Nyl. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sc. Toulouse.
- BRIAN (M.V.), 1950. — The stable Winter population structure in species of *Myrmica*. *Journ. Anim. Ecol.*, 19, 119-123. — 1954. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queen and males. *Ins. Soc.*, 1, 101-122. — 1955a. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Ins. Soc.* 2 1-34. — 1955b. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalization. *Ibid.* 2, 85-114. — 1956. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 4. Controlled larval nutrition. *Ibid.* 3 369-394. — 1957. Caste determination in social insects. *A Rev. Ent.*, 2, 107-120. — 1962. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 5. Social conditions affecting early larval differentiation. *Ins. Soc.*, 9, 295-310. — 1963. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 6. Factors influencing the course of female development in the early third instar. *Ibid.* 10, 91-102. 1965a. *Social insect populations*, Academic Press, London, 135 p. — 1965b. Caste differentiation in social insects. *Symp. zool. Soc.*, London, 14, 13-38. — 1965c. Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 8. Larval developmental sequences. *Ins. Soc.*, 2, 347-362.
- BUSCHINGER (A.), 1967. — Verbreitung und Auswirkungen von Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* May. Dissertation, Würzburg, 115 p. 10 fig.
- CHAUVIN (R.), 1947. — Sur l'élevage de *Leptothorax nylanderi* et sur l'essaimage in vitro. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 72, 151-157. 1949. — Sur le préférendum thermique des Insectes. *Phys. Comp. Oecol.*, 1, 76-82. — 1956. *Physiologie de l'Insecte*. 2<sup>e</sup> édit., 917 p. I.N.R.A., Paris.
- DELAGE (B.), 1967. — Biologie et écologie des Fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain. Thèse, Paris, Arch. orig. Centre Doc. C.N.R.S. 1504.
- DELYE (G.), 1968. — *Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara*. Thèse Fac. Sc. Univ. d'Aix-Marseille, 155 p. 8 pl. photo, 31 fig.



- EL-JAHEZ, 860. — *Kitab al Hayawan t. 3, les Fourmis* (en arabe). Edition Babi, Le Caire (1938-1945), 7 tomes.
- EZHNIKOV (T.), 1934. — Individual variability and dimorphism of social insects. *Am. Nat.*, 68, 717, 333-344.
- GÖSSWALD (K.), 1955. — Zur Kastendetermination der Ameisen. *Rev. suisse Zool.*, 62, 372-386. — 1963. Zur Kastendetermination der Ameisen unter besonderer Berücksichtigung trophagener Faktoren. IV<sup>e</sup> Congr. U.I.E.I.S., Pavia, 106-108.
- GRASSÉ (P.P.), 1952. — L'effet de groupe chez les insectes. *Bul. Ins. Soc.*, 1, 32-43. — 1956. La régulation des activités instinctives considérée surtout chez les Insectes. In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, 561-575. Fondation Singer-Pollignac, Masson éd. Paris. — 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'Homme. *Jour. Psychol. norm. path.*, 129-150.
- GUNN (D.L.), KENNEDY (J.S.), 1936. — Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. *Jour. Exp. Biol.*, 13, 450-459.
- HERTER (K.), 1924. — Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. *Z. vergl. Physiol. i.S.* 221-288 — 1925. Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L.Z. *Ibid.* 28, 226-232.
- JANET (C.), 1906. — Résorption des muscles alaires chez les reines. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 142, 1095-1097. — 1907, *Ibid.*, 144, 393-396, 1070-1073.
- LEDOUX (A.), 1949. — Etude de comportement et de la biologie de la fourmi flegmeuse *Oecophylla longinoda*. *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> série, XII, 1950, 312-461. — 1952. Recherche préliminaire sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. *Ibid.* 14, 231-248. — 1967. Action de la température sur l'activité d'*Aphaenogaster senilis*. *Ins. Soc.* 14, 131-156. — 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la Fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, 83-85.
- LEDOUX (A.), TOROSSIAN (Cl.), BASTIEN (Cl.), 1962. — Un nouveau type d'actographe à cellule photo-électrique pour l'étude du comportement des insectes sociaux. *Ins. Soc.*, 9, 347-354.
- LE MASNE (G.) et BONAVITA (A.), 1969. — La fondation des sociétés selon le « type *Myrmecia* » chez la Fourmi *Manica rubida* Latr. *Proc. VI Congr. IUSSI*, Bern, 137-147.
- LE MASNE (G.), 1951. — Echanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis. In : GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, Tome 10, fasc. 2, 1104-1119.
- MEYER, 1927. — Die Ernährung der Mutterameise und ihrer Brut während der solitären Koloniegründung. *Biol. Zent.*, 47, 264-307.
- MICHENER (C.D.), 1964. — Reproductive efficiency in relation to colony size in Hymenopterous societies. *Ins. Soc.* 11, 317-342.
- MOUTERDE (P.), 1966. — *Nouvelle flore du Liban et de la Syrie*. Ed. Dar El Machreq. Bey. I, II (1968) et III (sous presse).
- PASSERA (L.), 1969. — Interactions et fécondité des reines de *Plagiopsis pygmaea* LAT. et de ses parasites sociaux P. xene. *Ins. Soc.* 16, 179-194.
- PLATEAU (L.), 1970. — Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* Förster. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 12<sup>e</sup> S., 12, 373-478.
- PURTUNEN (V.), 1953. — Reactions of Diplopods to the relative humidity of the air. *Ann. Zool. Soc. « Vanamo »*, 16, 1-69.
- SOULIÉ (J.), 1960. — La « sociabilité » des *Cremastogaster*. *Ins. Soc.*, 7, 370-376. — 1962a. Recherches écologiques sur quelques espèces de Fourmis du genre *Cremastogaster* de l'ancien monde. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 12<sup>e</sup> série, 4. — 1962b. La fondation et le développement des colonies chez quelques espèces de fourmis du genre *Cremastogaster*. *Ins. Soc.* 9, 181-195.
- STUMPER (R.), 1962. — Sur un effet de groupe chez les femelles de *Camponotus vagus* (Scopoli). *Ins. Soc.*, 9, 329-333.
- TOHMÉ (G.), 1969a. — *Répartition géographique des Fourmis du Liban*. Thèse Université de Toulouse. 77 p. 6 figs. 6 pl. photo. — 1969b. Essaimage et premiers stades du développement de *Messor ebeninus* Forel, *Proc. VI Congr. IUSSI*, Bern, 287-293. — 1972a. Description des différentes castes de *Messor ebeninus*, For., *Rev. Ent. Egy.*, 34

- (sous presse). — 1972b. Le nid et le comportement de construction chez *Messor ebeninus* (à paraître).
- TOROSSIAN (C.), 1966. — Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.). Thèse. Lab. Entom. Fac. Sc. Toulouse.
- WESSON (L.), 1940. — Observations on *Leptothorax duloticus*. *Bull. Entomol. Soc., Brooklyn*, 35, 73-83.
- WHEELER (W.M.), 1926. — *Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution*. Doin, Paris, 1-468. — 1932. How the primitive Ants of Australia start their colonies. *Science*, 76, 532-533. — 1933. *Colony founding among ants with an account of some primitive Australian species*. Harvard Univ. Press. 179 p.
- WILSON (E.O.), 1963. — The social biology of ants. *Ann. Rev. Ent.*, 8, 345-368. — 1965. Chemical communication in the social insects. *Science*, 149, N° 3688, 1064-1071.